Beiträge

zur

Biologie der Alpenpflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Witold v. Laźniewski

aus Piescidla, Königr. Polen (Russland).

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1896, 82. Bd. Heft III.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3

1896.

Beiträge

zur

Biologie der Alpenpflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Witold v. Lazniewski

aus Piescidla, Königr. Polen (Russland).

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1896, 82. Bd. Heft III.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3

1896.

Seiner theueren Mutter

gewidmet

vom Verfasser.

Einleitung.

Die hochalpine Vegetation zeichnet sich, abgesehen von ihrer systematischen Zusammensetzung, durch verschiedene charakteristische Merkmale aus.

Je höher man hinaufsteigt, desto niedriger werden die Pflanzen; ihre Blätter werden kleiner und drängen sich in dichte Rosetten zusammen. Die wenigen Holzgewächse bleiben klein und schmiegen sich kriechend der Erde an. Nur die Blüthen erscheinen im Verhältnisse zur Pflanzengestalt grösser und sind meist sehr intensiv gefärbt.

Dass viele von diesen Merkmalen aller Wahrscheinlichkeit nach unter dem directen Einflusse des alpinen Klimas entstehen, zeigen schon die experimentellen Untersuchungen von Gaston Bonnier[1])[2]). Dieser Forscher pflanzte nämlich auf beträchtlichen Höhen in den Alpen und Pyrenäen verschiedene Pflanzen der Ebene an und bekam als allgemeines Resultat: Verringerung der Blattgrösse mit gleichzeitiger Dickenzunahme des Blattes und Verkürzung der Internodien mit einer Tendenz zur Rosettenbildung. Besonders auffallend war dieses bei: Helianthus tuberosus, Helianthemum vulgare, Chenopodium Bonus Henricus, Betonica officinalis zu sehen.

Bonnier schreibt diese Veränderung der Pflanzengestalt der grossen Intensität des Lichtes und der grösseren Trockenheit der Hochgebirgsluft, im Gegensatz zu den Niederungen, zu.

Umgekehrt, cultivirt man typisch alpine, rosettenbildende Pflanzen in feuchter Luft unter Glasglocke, wobei gleichzeitig eine geringere Lichtintensität erzielt wird, so erhält man immer eine Auflösung der Rosette durch Verlängerung der Internodien. Schön ist dieses zu

---

1) G. Bonnier, Cultures experimentales dans les Alpes et les Pyrenées. Revue generale de Botanique T. II 1890.

2) G. Bonnier, Recherches experimt. sur l'adaption des plantes au climat. alpin. Annales des sciences naturelles Botan. VII. Serie T. 20 1895.

sehen bei den Saxifragen: opposotifolia und retusa und auch bei Silene acaulis, deren Photographie in natürlicher Grösse Figur 1 darstellt.

Aber auch was den anatomischen Bau der Blätter anbetrifft, fand Bonnier bei den, in den Alpen aufgepflanzten, Exemplaren grosse Veränderungen, nämlich: eine Zunahme und grössere Ausbildung des Palisadenparenchyms, eine Verstärkung der Epidermis und der Cuticula.

Fig. 1.

Im Gegensatze zu Leist[1]), welcher ein Zurückgehen des Palisadenparenchyms bei Pflanzen aus hohen Standorten fand, zeigte Wagner[2]), dass bei den meisten, von ihm untersuchten alpinen Pflanzen, mit steigender Höhe des Standortes eine stärkere Ausbildung des Palisadenparenchyms auftritt, welche entweder auf einer Verlängerung der Palisadenzellen oder auf der Vermehrung ihrer Schichtenzahl beruht, wodurch, wie durch die experimentellen Untersuchungen Bonnier's die Resultate Leist's wieder in Zweifel gezogen wurden.

Es sei hier gleich bemerkt, dass Wagner viel mehr alpine und aus höheren Standorten stammende Species untersuchte als Leist. Im Allgemeinen ist er aber der Ansicht, dass Schutzeinrichtungen gegen Transpiration den Alpenpflanzen fehlen, obwohl er auch die von Bonnier und Leist gefundene Verstärkung der Epidermisaussenwand und der Cuticula bei alpinen Blättern „für viele Fälle bestätigt".

Wagner nennt auch selbst einige Fälle, wo der Epidermisschutz stärker ausgesprochen ist; er glaubt aber, dass „die durchschnittliche Beschaffenheit der äusseren Epidermiswand bei den alpinen Pflanzen keine so weitgehend verschiedene von derjenigen der Thalpflanzen ist, dass sich auf Grund derselben ein anderes, als ein

---

1) K. Leist, Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Mitth. d. Naturf. Gesell. zu Bern 1890.

2) A. Wagner, Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen etc. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wissen. in Wien T. CI 1892.

negatives Urtheil, das des mangelnden besonderen Schutzbedürfnisses aussprechen liesse“ [1]).

Obwohl nun Wagner's Meinung auf der Untersuchung vieler Pflanzen basirt, so berücksichtigte er doch viele typisch alpine Pflanzen nur wenig, auch liess er die morphologische Blattgestalt und die Orientirung der Blätter ganz ausser Acht.

Diese müssen aber, meines Erachtens, bei der Beurtheilung einer Vegetation herangezogen werden.

Bei den Alpenpflanzen im weiteren Sinne, bietet die Ausbildung der Assimilationsorgane manches Interessante. Es lassen sich in dieser Beziehung sogar einige Gruppen unterscheiden, deren Aufstellung desto mehr berechtigt erscheint, als sie in verschiedenen geographischen Längen und Breiten bei Gebirgspflanzen auftreten und bei Angehörigen auch entfernt stehender Pflanzenfamilien wiederzufinden sind.

Die folgenden Gruppen umfassen aber keineswegs die ganze Alpenvegetation. Auch sind ihre Grenzen insofern nicht scharf genug gezogen, als Pflanzen, welche in einer Gruppe eingereiht wurden, auch theilweise zu einer anderen gehören können. So z. B. Pflanzen mit Rollblatttypus, welche ausserdem Schleimablagerungen in den Epidermiszellen aufweisen und andere Fälle.

Als solche Gruppen wären zu nennen:

I. Rosettenbildende Pflanzen, welche durch Verkürzung der Internodien und Verringerung der Blattfläche zu Stande gekommen sind und häufig mächtige Polster bilden.

Typische Repräsentanten dieser Gruppe in den europäischen Alpen sind: die Caryophyllaceen: Cherleria sedoides, Silene acaulis, Alsine aretioides; viele kleinblättrige Saxifragen; von Primulinen: Androsace- und Aretia-Arten; von Cruciferen: Draba-Arten und viele andere.

Auch in aussereuropäischen Gebirgsketten ist dieser Typus häufig.

Es seien hier beispielsweise genannt: Donatia Novae-Zelandiae; die Stylideen: Helophyllum Collensoi und H. clavigerum, Forstera-Arten auf Neu-Seelands Alpen; Thylacospermum-Arten im Himalaya; Viola cotyledon, V. sempervivum in den südamerikanischen Anden, ferner daselbst die schon von Goebel [2]) erwähnten Werneria nubigena, Erigeron rosulatum, Valeriana rigida, V. tenuifolia, Malva acaulis und viele andere.

1) A. Wagner, l. c. p. 28.

2) Pflanzenbiolog. Schilderungen Bd. II p. 44.

II. Pflanzen mit Rollblättern, durch welche Einrichtung nur eine Blattfläche der Wirkung des Lichtes und der Verdunstung ausgesetzt wird, während die andere häufig auch noch durch Haare geschützt den äusseren Einflüssen entzogen ist.

In den europäischen Alpen weisen diese Form auf: Erica carnea, Empetrum nigrum und Azalea procumbens.

In den Anden kommt diese Form häufiger vor, so bei dem Grase Aciachne pulvinata, bei Berberis empetrifolia, bei Hinterhubera ericoides u. v. a.[1])

III. Pflanzen, welche innere, meistens durch Schleimablagerungen, sei es in der Epidermis, oder im Blattmesophyll, repräsentirte Schutzmittel besitzen.

Die hierher gehörenden Pflanzen werden später eingehend besprochen.

IV. Behaarte Pflanzen auf der Nordseite der europäischen Alpen ziemlich schwach durch die Compositen: Leontopodium alpinum, Gnaphalium-, Achillea-, Artemisia-Arten, auch durch Potentilla nitida repräsentirt.

In den Anden ist dieser Typus durch besonders mächtig und schön ausgebildete Formen vertreten. So durch Culcitium- und Espeletia-Arten[2]), durch Plantago- und Lupinus-Arten.

Auch Farne weisen behaarte Formen auf. So z. B. Jamesonia nivea, bei welcher die Behaarung mit einer merkwürdigen Stellung und Einrollung der Fiederblättchen combinirt ist.

Ebenfalls reich an behaarten Formen sind Neu-Seelands Alpen. Es seien nur erwähnt so vollständig in Haare eingehüllte Formen wie Raoulia mamillaris, Raoulia glabra[3]), Haastia pulvinaris, ferner die mit schuppenartigen, löffelförmigen, inwendig behaarten Blättern ebenfalls zu den Compositen gehörige: Ozothamnus microphyllus und O. Selago.

Als besondere Gruppe wären noch zu nennen:

V. die zwergartigen, dem Boden angeschmiegten Holzgewächse, wie die alpinen Weiden, Azalea procumbens.

Da ich später im Gang dieser Abhandlung nicht mehr Gelegenheit haben werde, auf die Pflanzen mit behaarten Blättern zurückzukommen, so will ich gleich an dieser Stelle die oben genannten behaarten Compositen näher besprechen.

---

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen Bd. II p. 26.
2) Goebel, l. c. p. 20, 21.
3) Goebel, l. c. p. 42.

Haastia pulvinaris, von den englischen Kolonisten „vegetable sheep“ genannt, bildet hohe und breite Polster und ist so vollständig in Haare eingehüllt, dass sie auf den ersten Blick weder Stamm noch Blätter unterscheiden lässt.

Die einzelnen Sprosse sehen cylindrischen Baumwollklumpen täuschend ähnlich; nur die endständigen Inflorescenzen ragen aus den Haaren theilweise hervor.

Nach Entfernung der Haare sieht man dicht, nach $^2/_5$ stehende dem Stämmchen angeschmiegte Blätter von eigenthümlicher Gestalt.

Das ca. 8 mm lange Blatt ist in einen an der Basis 2—3 mm breiten, sich nach oben zu scheidenförmig erweiternden Stiel und in

Fig. 2. Haastia pulvinaris, nach einem Trockenexemplare photographirt. Natürl. Grösse.

eine fast rechtwinkelig auf den Stiel stehende, nach aussen zurückgebogene, kurze, aber 7—8 mm breite Spreite differencirt.

Es durchziehen den Stiel parallele Gefässbündel, die sich dann in der Spreite auszweigen.

Die Spreite ist auf der ganzen Oberseite von nahezu konischen, in Reihen angeordneten Ausstülpungen bedeckt, welchen auf der Unterseite relativ flache Vertiefungen entsprechen (Fig. 4 u. 5).

Lange, unregelmässig verwickelte Haare wachsen aus der ganzen unteren Stiel- und Spreiten-Epidermis und aus der Oberseite der Spreite hervor, während die Oberseite des Stieles haarfrei ist und sich an die das Stämmchen umfassenden Stiele der höher gelegenen Blätter fest andrückt.

Dabei ragt die rechtwinklig auf den Stiel gestellte Spreite nach Aussen hin und kommt unter die Spreiten der höheren Blätter zu stehen.

Indem sich nun die Haare der einzelnen Blätter mit einander verwickeln, kommt diese vollständige Verfilzung der Pflanze zu

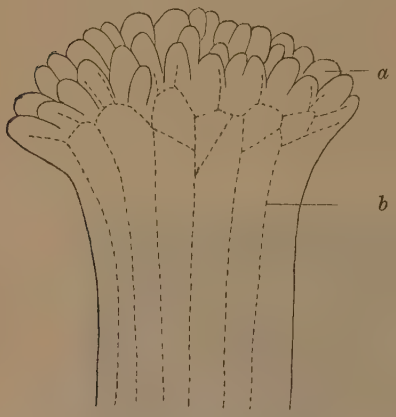

Fig. 3. Ein abgelöstes, von Haaren befreites Blatt von Haastia pulvinaris von oben gesehen. *a* Ausstülpungen der Spreite; *b* Gefässbündelverlauf im Stiele. Vergr. 15.

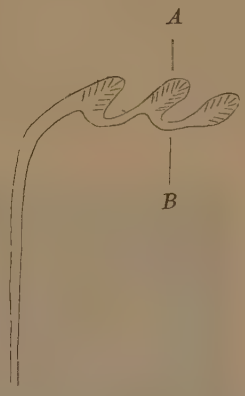

Fig. 4. Haastia pulvinaris. Längsschnitt durch ein Blatt. Die Richtung der Palisadenzellen in den Höckern ist schem. durch Striche angedeutet. Vergr. 10.

Stande, welche die Aehnlichkeit mit einem Baumwollklumpen herbeiführt und die Austrocknungsgefahr für die Pflanze stark vermindert, da die gesammten Blätter in windstillen Räumen stehen.

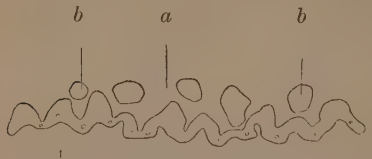

Fig. 5. Haastia pulvinaris. Querschnitt durch eine Blattspreite nach der Linie *AB* der Fig. 2. *a* Oberseite, *b* querdurchschnittene Höcker. Vergr. 10.

Die Spaltöffnungen der Blätter haben keinen weiteren Schutz. Sie ragen vielmehr nach aussen hervor (was auch bei vielen Pflanzen der ägyptischen Wüste von Volkens beobachtet wurde und vielleicht mit der Erleichterung des durch die starke Haarhülle erschwerten Gasaustausches in Verbindung steht) und sind nahezu gleichmässig auf der Unter- und Oberseite der Spreite, auf den Höckern und den Vertiefungen vertheilt, fehlen jedoch dem scheidenförmigen Stiele vollständig.

Der ganze Assimilationsapparat befindet sich in der Blattspreite, deren Oberfläche durch Ausstülpungen bedeutend vergrössert wurde, wobei gleichzeitig der gegebene Raum bestmöglich ausgenützt ist, ohne dass die Vollständigkeit der Baumwolleverpackung beeinträchtigt wird.

Die anatomischen Verhältnisse der flachen Stellen des Blattes sind von denjenigen der Ausstülpungen verschieden. Fig. 6 zeigt den Bau der flachen Stellen. Oben befindet sich eine Reihe von Palisadenzellen, unten rundzelliges Parenchym. Die Cuticula der beiderseitigen Epidermis ist sehr dünn. Die Ausstülpungen zeigen auf Querschnitten einen centrischen Bau. Rings an der Mantelfläche herum befinden sich lange Palisadenzellen, welche nur am Gipfel senkrecht zur Oberfläche stehen, an den Längswänden dagegen schief nach unten gerichtet sind, was auf Längsschnitten deutlich zu sehen ist und in Fig. 2 mit Strichen schematisch angedeutet wurde.

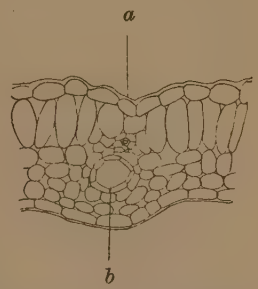

Fig. 6. Haastia pulvinaris. Querschnitt durch die Blattspreite. *a* Oberseite, *b* Harzgang. Vergr. 150.

Harzgänge durchziehen in grosser Zahl das ganze Blatt. Sie laufen unter den Gefässbündeln, deren Gefässe gering an Zahl und winzig schmal sind, was vermutlich mit der durch die Haardecke heruntergesetzten Transpiration im Zusammenhange steht.

Einen andern Typus der Ausbildung der Laubblätter begegnen wir bei zwei ebenfalls alpinen aus Neu-Seeland stammenden Compositen: Ozothamnus microphyllus und O. Selago.

Fig. 7 zeigt ein Habitusbild von Ozothamnus Selago, nach einem trockenen Exemplare photographirt.

An das Stämmchen drücken sich, es ganz bedeckend, schuppenartige, glänzende Blätter, wodurch die Pflanze das Aussehen einer zierlich geflochtenen, seidenen Schnur bekommt.

Die morphologische Oberseite der Blätter, welche der Sprossaxe angedrückt ist, sowie die Epidermis des Stammes sind mit dichten filzigen Haaren bedeckt, welche jedoch nach Aussen nur wenig herausragen. Das Blatt ist einfach und einem Löffel mit sehr kurzem Stiele ähnlich.

Seine nach aussen gekehrte gewölbte Unterseite ist mit einer dicken und glänzenden Cuticula bedeckt.

Fig. 7. Natürl. Grösse.

Unter dieser liegt eine Epidermisschicht mit sehr stark verdickten Aussenwänden, dann folgt eine Reihe langer Palisadenzellen und schliesslich Schwammparenchym. (Fig. 8).

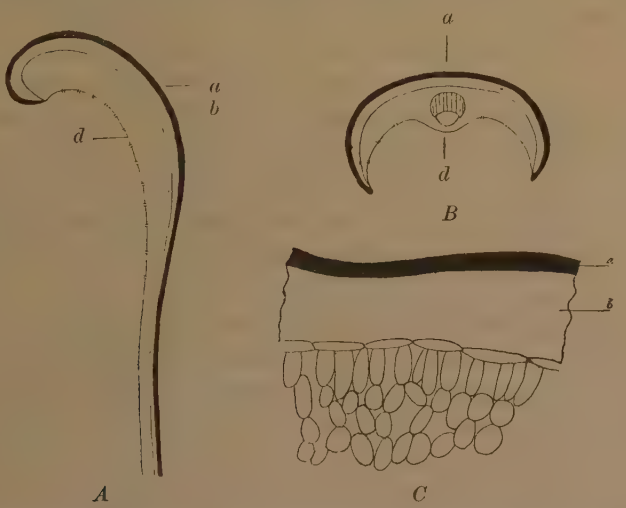

Fig. 8. Ozothamnus Selago. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt durch ein Blatt. Vergr. 24. *C* Querschnitt verg. 150. *a* Cuticula der morphol. Blattunterseite, *b* stark verdickte Aussenwände der Epidermiszellen, *d* Spaltöffnungen führende morphol. Oberseite des Blattes.

Spaltöffnungen befinden sich nur auf der behaarten Innen- resp. morphologischen Oberfläche des Blattes.

Ganz dieselben anatomischen Verhältnisse, nur im Kleinen, zeigt auch Ozothamnus microphyllus. Auch hier wie bei Haastia haben wir ein Beispiel vollkommenen Schutzes gegen starke Transpiration. Keine Spaltöffnungen sind blossgelegt, cuticulare Transpiration auf ein Minimum reducirt.

Die Hauptfunction des Blattes, die Assimilation, ist aber gesichert dadurch, dass die ganze untere Palisadenparenchym führende Blattfläche dem Lichte zugekehrt ist.

Ganz ähnliche Fälle, wo die Blattunterseite zur Aussenseite wird und die an den Stamm gedrückte Oberseite allein Spaltöffnungen trägt, wurden schon früher von Goebel unter anderen bei Lepidophyllum quadrangulare und Phoenocoma prolifera geschildert.[1])

Diese so vollkommen xerophile Ausbildung der genannten Gebirgspflanzen, welche in den andinen Culcitium- und Espeletia-Arten

1) Biolog. Schild. T. II p. 32, 33.

ihre Analogen haben, lässt auf das Vorkommen derselben an Stellen schliessen, wo ein Schutz gegen Transpiration nothwendig ist. Es braucht nun der Standort keineswegs ein vollkommen trockener zu sein, und thatsächlich sind, mit geringen Ausnahmen, sehr trockene Standorte in grösseren Höhen selten. So bezeichnet Goebel das Paramo-Klima als feuchtkalt und schreibt das Bedürfniss an Schutz gegen Transpiration bei den andinen Pflanzen der erschwerten Wasseraufnahme, infolge der niedrigen Temperatur desselben, wie auch den, eine rasche Verdunstung begünstigenden, starken Winden zu.

Es scheint nun in diesen nebelverjagenden Winden oder, anders gesagt, in dem Wechsel der relativen Feuchtigkeit ein Factor zu liegen, der allgemein in hohen Gebirgen waltet.

„Das Charakteristische der Feuchtigkeitsverhältnisse grösserer Gebirgshöhen", schreibt Hann[1]), „ist der raschere Wechsel und die grösseren Extreme derselben. Volle Sättigung der Luft mit Wasserdampf, auf dem Boden aufliegende Wolken, wechseln häufig mit grosser Feuchtigkeit."

Für javanische Berge gibt er sogar Zahlen an.

„Auf dem G. Slamat (3374 m)[2]) war die mittlere relative Feuchtigkeit vom 20. bis 22. Juni 52 %, sie schwankte aber zwischen 13 % und 100 % innerhalb 24 Stunden; auf dem G. Semern (3740 m) war die Feuchtigkeit am 26. September Nachmittags bloss 26 % mit einem Minimum von 5 %".

Aehnliches gilt für Montblanc.

„Martius Beobachtungen[3]) auf dem grossen Plateau Montblanc (3930 m) geben für die Tage vom 28. August bis 1. September (1844) eine mittlere relative Feuchtigkeit von 38 %, während dieselbe in Chamonix gleichzeitig 82 % betrug. Das Minimum war oben 13 %, unten 50 %. Diese grosse Trockenheit wechselt wieder mit tagelanger Sättigung der Luft bei schlechtem Wetter".

Wenn auch, sowohl für die Anden, als auch für die Neu-Seelands-Alpen keine Zahlenangaben in der mir zugänglichen Litteratur zu finden waren, so ist doch aus den Schilderungen der Reisenden[4]), welche den raschen Wechsel zwischen Nebel und Wind stark betonen, zu ersehen, dass auch dort die Minima der relativen Feuchtigkeit ziemlich tief herabsteigen.

---

1) J. Hann, Klimatologie 1883 p. 177.
2) J. Hann, l. c. p. 177.
3) J. Hann, l. c. p. 178.
4) J. Hann, l. c. p. 656.

Nun ist es verständlich, dass Pflanzen, welche Schutzmittel gegen Transpiration besitzen, diese Minima besser ertragen können als solche mit zarten Blättern, und dass die vorhandenen Schutzmittel in einem sonst nicht trockenen Klima eben gegen die Minima der relativen Feuchtigkeit gerichtet sind.

Für die europäischen Alpen, das uns besonders interessirende Gebiet, herrscht in der neueren botanischen Litteratur keine Einigkeit, was die Beurtheilung des alpinen Klimas und seines Einflusses auf das Pflanzenleben anbetrifft.

Während alle Forscher einstimmig die in der Höhe verstärkte Lichtintensität annehmen, gibt es in Bezug auf Luftfeuchtigkeit drei Meinungen.

G. Bonnier[1]) nimmt eine grosse Trockenheit der Alpenluft an.

Leist[2]) erklärt, das Ergebniss seiner Untersuchung, dass: „die in den Alpen an freien, sonnigen Standorten gewachsenen Blätter in Bezug auf Form und Struktur mit den Schattenpflanzen der Tiefregion übereinstimmen" durch „1. herabgesetzte Transpiration in Folge grosser Luftfeuchtigkeit, 2. grosse Bodenfeuchtigkeit".

Wagner[3]) bestreitet im Allgemeinen die Resultate Leist's, nimmt aber mit ihm an, dass die Transpirationskraft der Alpenluft mit der Höhe abnehme und findet bei den Alpenpflanzen „keine so durchgreifende Schutzanpassungen wie starke Transpiration solche hervorzurufen pflegt".

Schröter[4]) hebt unter anderen charakteristischen Momenten des Alpenklimas den starken Wechsel der Luftfeuchtigkeit und die starke Verdunstungskraft besonders hervor.

Schliesslich Stenström[5]), gestützt auf Hann's Klimatologie, bezweifelt die Richtigkeit der Auffassungen von Leist und Wagner, und ist eher geneigt den Wechsel zwischen Sättigung der Luft mit Wasserdampf und Trockenheit anzunehmen.

Angesichts so verschiedener Auffassungen des Alpenklimas wird es nicht überflüssig erscheinen einige Tabellen anzuführen, welche die Verhältnisse der relativen Feuchtigkeit an verschiedenen Höhen angeben.

---

1) Recherches experimentale l. c. p. 350, 356.

2) l. c. p. 159.

3) l. c. p. 47 u. 60.

4) Die Alpenfutterpflanzen, Stebler u. Schröter p. 76.

5) E. Stenström, Ueber das Vorkommen derselben Arten etc. Flora 1895 p. 225.

Die folgenden Tabellen sind den Annalen der Schweizer meteorologischen Centralstation entnommen.

Sie enthalten die mittlere relative Feuchtigkeit in den Sommermonaten und die kleinste beobachtete relative Feuchtigkeit. Das Maximum der relat. Feuchtigkeit war überall 100, was vollständige Sättigung der Luft mit Wasserdampf bedeutet.

Tabelle I. Station: Basel-Bernoulianum 278 m.

	April	Mai	Juni	Juli	August	September	
Mittel	69	81	67	71	72	82	1887
Minimum	26	38	33	30	32	51	
Mittel	82	65	76	77	80	85	1888
Minimum	39	24	29	44	48	56	
Mittel	74	78	81	76	77	79	1889
Minimum	41	38	44	42	48	31	
Mittel	73	76	75	75	79	81	1890
Minimum	33	39	42	42	45	40	
Mittel	71	67	72	72	72	82	1891
Minimum	36	33	44	33	31	45	
Mittel	77	77	78	78	75	81	1892
Minimum	33	26	44	49	47	54	

Tabelle II. Station: Rigi Kulm 1790 m.

	April	Mai	Juni	Juli	August	September	
Mittel	77	85	60	78	81	79	1887
Minimum	34	41	20	50	26	21	
Mittel	83	74	80	86	79	76	1888
Minimum	25	40	45	50	35	35	
Mittel	84	?	84	85	87	85	1889
Minimum	20		50	42	45	30	
Mittel	88	87	87	89	83	85	1890
Minimum	35	60	40	48	40	30	
Mittel	90	?	81	87	88	81	1891
Minimum	46		44	33	47	24	
Mittel	83	83	88	85	73	85	1892
Minimum	29	37	62	57	30	39	

Tabelle III. Station: Sils-Maria 1810 m.

	April	Mai	Juni	Juli	August	September	
Mittel	76	74	62	73	72	78	1887
Minimum	35	34	23	33	24	30	
Mittel	75	72	71	73	70	83	1888
Minimum	40	37	28	33	33	41	
Mittel	75	81	77	71	76	71	1889
Minimum	20	50	45	37	42	26	
Mittel	77	76	68	?	77	78	1890
Minimum	41	43	38		40	38	
Mittel	76	75	75	73	72	78	1891
Minimum	38	36	30	31	35	37	
Mittel	73	80	73	74	79	77	1892
Minimum	30	40	32	36	36	33	

Tabelle IV. Station: Säntis 2467 m.

	April	Mai	Juni	Juli	August	September	
Mittel	73	90	81	81	81	76	1887
Minimum	28	47	28	38	**15**	23	
Mittel	89	83	83	93	80	84	1888
Minimum	43	32	42	51	**16**	27	
Mittel	90	84	86	89	89	85	1889
Minimum	30	45	31	38	38	17	
Mittel	81	81	87	87	85	75	1890
Minimum	38	33	**13**	**19**	37	25	
Mittel	89	86	82	91	88	68	1891
Minimum	27	30	31	**21**	36	15	
Mittel	78	81	88	85	76	88	1892
Minimum	7	16	**16**	30	30	32	

Unter 2000 m treten die Gegensätze der Luftfeuchtigkeit noch nicht scharf hervor. So ist für Sils Maria das niedrigste beobachtete Minimum 23 %, beinahe so hoch wie für Basel, wo die Minimum für Mai 1888 — 24 % und für Juni 1888 — 29 % betrugen.

Anders ist es, wenn wir die Tabelle für Säntis 2467 m betrachten. Hier sehen wir schon solche Minima wie 13 % und 16 % für Juni, 19 % und 21 % für Juli, 15 % und 16 % für August, wobei jedesmal das Maximum 100 % war.

In den Alpen dauern diese Minima sehr kurze Zeit, trotzdem können sie für die Pflanzenwelt verhängnissvoll werden, zumal da bei wolkenlosem Himmel die starke Insolation hinzukommt.

In wie fern diese Feuchtigkeitsverhältnisse von denjenigen in der Ebene differiren, kann man aus der beigefügten Tabelle V für Krakau [1]) ersehen, wo für die Sommermonate die Maxima kaum 96 % erreichen, die Minima aber unter die Grenze von 54 % nicht herabsinken.

Tabelle V. Station: Krakau.

	April	Mai	Juni	Juli	August	September
Mittel	76	72	71	73	79	80
Maximum	89	88	87	91	96	92
Minimum	61	54	56	55	64	67

Auf Grund des Gesagten glaube ich als besonders charakteristisch für das Alpenklima annehmen zu können: eine stark und plötzlich zwischen weit auseinander liegenden Extremen schwankende relative Feuchtigkeit der Luft, besonders deutlich in grösseren Höhen bemerkbar.

Als weitere Factoren kommen hinzu: die in grossen Höhen gesteigerte Lichtintensität, Verdünnung der Luft und ihre Folgen.

Da es in den Alpen sehr verschiedene Standorte bezüglich der Bodenfeuchtigkeit gibt, so ist es selbstverständlich, dass die Schwankungen der relativen Feuchtigkeit der Luft bei Pflanzen, welche trockene Standorte einnehmen, viel stärker zur Geltung kommen, als bei Pflanzen aus feuchten Standorten.

Alpine Saxifragen.

Die vielen Species der alpinen Saxifragen nehmen im Gebirge sowohl in verticaler Richtung, als auch bezüglich der Bodenfeuchtigkeit sehr verschiedene Standorte ein. So wird z. B. Saxifraga stellaris

1) Zeitschrift der Oesterr. Gesellschaft für Meteorologie Bd. XIV p. 399. Dr. Wierzbicki, Referat.

nur an feuchten Orten gefunden, obwohl sie manchmal auch über 2000 m hinaufsteigt; Saxifraga oppositifolia und Sax. Burseriana sind hochalpin und wachsen an trockenen Stellen.

Morphologisch bieten die alpinen Saxifragen eine Mannigfaltigkeit von Typen und Blattformen, von solchen mit einfachen linear-lanzettlichen Blättern, bis zu solchen die eine deutliche Gliederung in Stiel und Spreite besitzen.

Auch der innere Bau der Blätter bietet manche Eigenthümlichkeiten, die mit der Stellung und Orientirung der Blätter in naher Beziehung stehen, wie ich es im Folgenden zu zeigen versuchen werde. Saxifraga oppositifolia wurde schon öfters untersucht, da aber die bisherigen Angaben nicht viel Licht auf den Bau ihres Blattes werfen, so ist es zweckmässig, dasselbe hier genau zu beschreiben.

Fig. 9 stellt das abgelöste Blatt von oben gesehen dar, wobei auch der Verlauf der Nervatur sichtbar gemacht wurde.

Figur 10 einen Längsschnitt durch die ganze Rosette, um die gegenseitige Lage der Blätter und ihre Orientirung zu zeigen. Die

Fig. 9. Saxifraga oppositifolia. Ganzes Blatt von oben gesehen. Vergr. 14.

Fig. 10. Saxifraga oppositifolia. Längsschnitt durch eine Rosette. Vergr. 14.

rechtwinklig zur Zeichnungsfläche stehenden Blattpaare wurden weggelassen.

Wenn die gegenständige Stellung der Blätter berücksichtigt und mit Fig. 10 verglichen wird, so ist es klar, dass bei der gedrängten Stellung der Blätter in der Rosette nur der oberste Blatttheil frei dem Lichte zugänglich ist und die am meisten exponirte Stelle des Blattes darstellt, während die übrigen Blattpartien von anderen Blättern bedeckt und beschattet werden.

Auf einem medianen Längschnitte des Blattes sieht man die Anordnung des Mesophylls in demselben und die übrigen anatomischen Verhältnisse.

In der oberen Partie des Blattes Fig. 11 ist die Cuticula sehr dick, die Epidermiszellen sind sehr klein und besitzen eine dicke Aussenwand. Hier gibt es keine Spaltöffnungen, ausser der Wasserspalte über dem Epithem. Die reichlich mit Chloroplasten versehenen Assimilationszellen der Blattspitze sind lang und in die Längsrichtung des Blattes gestreckt. Die Mitte des Blattes durchzieht, von Gefässbündelscheide umgeben, ein Gefässbündel, dessen Tracheiden in der oberen Partie des Blattes in ein dichtes, aus kleinen, runden, grosskernigen Zellen bestehendes Gewebe, das bekannte Epithem, münden. Dieser Bau wird verständlich, wenn man die Orientirung des Blattes und dessen Stellung in der Rosette ins Auge fasst.

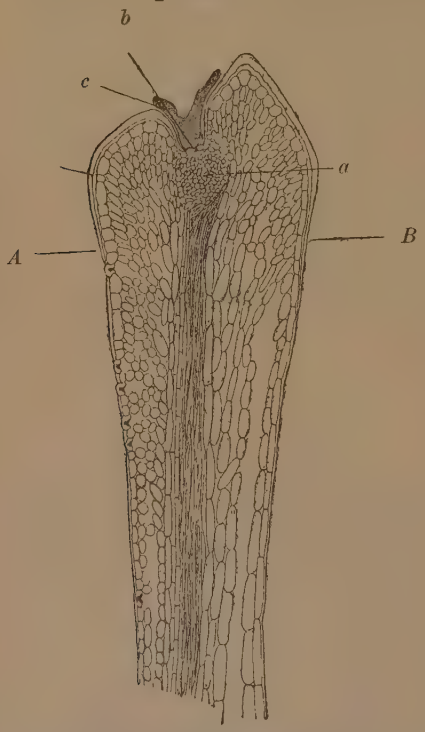

Fig. 11. Saxifraga oppositifolia. Längsschnitt durch ein ganzes Blatt. Vergr. 50. *A* morphol. Oberseite, *B* morphol. Unterseite des Blattes, *a* Epithem, *b* Wasserspalte, *c* Kalkkruste im Grübchen.

Nur die Blattspitze auf der Figur oberhalb der Linie *AB* ist frei dem Lichte und den Winden zugänglich. Es ist hier die Hauptstätte des Assimilationsparenchyms, der langgestreckten Palisadenzellen [1]), und ausserdem ist es die Stelle des Blattes, welche keine Spaltöffnungen hat und die dickste Cuticula besitzt. Unterhalb der Linie *AB* also in einer durch die folgenden Blätter bewirkten geschützten und beschatteten Lage, befinden sich die Spaltöffnungen auf beiden Blattflächen, hauptsächlich auf der oberen. (In der Figur sind sie nur auf der Oberseite gezeichnet). Die unterhalb der Linie

1) Ich gebrauche hier diesen Ausdruck, obwohl im Allgemeinen unter Palisadenzellen lange, in Reihen angeordnete, senkrecht zur Blattfläche orientirte Zellen verstanden werden.

AB befindlichen Zellen enthalten noch Chlorophyll und sind assimilationsfähig, da sie aber infolge der gedrängten Blattlage nur wenig directes Licht erhalten können, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie diejenigen Strahlen benützen, welche von oben eingefallen, die Palisadenzellen, mit an den längeren Wänden stehenden Chloroplasten passirten.

Aus Fig. 8 sieht man, dass Querschnitte keine richtige Vorstellung über den Bau des Blattes von Saxifraga oppositifolia geben können, da man dort die Anordnung des Mesophylls nicht erkennen kann. Wenn Schnitte in der obersten Partie des Blattes genau senkrecht zur Blattfläche geführt werden, so bekommt man Bilder, wo nur runde Durchschnitte der Palisadenzellen zu sehen sind; geht der Schnitt etwas schief, so werden dieselben mehr oder weniger oval. Neuerdings hat Gaston Bonnier[1]) hochalpine Exemplare von Sax. oppositifolia mit solchen aus Spitzbergen verglichen. Die von ihm abgebildeten Querschnitte Tafel 21, Fig. 16 und Fig. 17, zeigen thatsächlich erhebliche Unterschiede, welche er entsprechend auf p. 514 interpretirt.

„Le tissu en pallissade PP n'est pas du tout différencié dans les plantes du nord; il est assez marqué sur les deux faces dans les plantes alpines, et présente ordinairement des cellules très allongèes dans les parties laterales du limbe". Nun sind in Fig. 16 drei Gefässbündel im ganzen Blatte durchschnitten, in Fig. 17 dagegen sind deren in einem Bruchteil des Blattes sechs getroffen, was allein schon beweist, dass die Schnitte in verschiedenen Höhen der Blätter ausgeführt wurden (vergleiche Fig. 9 dieser Abhandlung). Ausserdem wurde der Schnitt in Fig. 16 senkrecht zur Längsachse des Blattes geführt, in Fig. 17 wahrscheinlich etwas schief, wodurch die langen Zellen, schief durchschnitten, ovale Projectionen gaben, welche als rechtwinkelig zu den Blattflächen stehende Palisadenparenchymzellen interpretirt wurden. Es ist daher nicht möglich, die Schlüsse Bonnier's über die verschiedene Struktur der von ihm untersuchten Exemplare von Sax. oppositifolia ohne Prüfung des Blattbaues auf Längsschnitten anzunehmen.

Es war interessant, zu erfahren, in welcher Weise sich bei Cultur in feuchter Luft die gegenseitige Stellung der Blätter ändern würde und ob dabei der Blattbau Veränderungen erfahren würde.

---

1) Gaston Bonnier, Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrenées. Revue generale de Botanique 1894 p. 505.

Ein aus den Alpen stammendes Exemplar von Sax. oppositifolia wurde im April 1895 unter Glasglocke cultivirt. Dabei vermehrte sich die Luftfeuchtigkeit, die Lichtintensität wurde vermindert — zwei Factoren, die bei derartigen Experimenten schwer auseinander zu halten sind. Schon nach zwei Wochen wuchs die Pflanze rasch heran und die kurzen Internodien wurden um das vielfache verlängert. Durch Auflösung der Rosette wurden die Blätter allseitig dem Lichte zugänglich gemacht. Sie wurden schmäler und länger, behielten aber ihren früheren Typus. Fig. 12. Auch der anatomische Bau des Blattes wurde geändert. Die Palisadenzellen, welche im normalen Blatte nur auf den Blattgipfel beschränkt, und in der Längsrichtung des Blattes gerichtet sind, rückten näher zur Stielpartie heran und nahmen eine zur Oberfläche des Blattes nahezu senkrechte Stellung. Auf der Blattunterseite änderten sich die Verhältnisse nur wenig. Alle Epidermiswände und die Cuticula wurden sehr dünn.

Fig. 12. Saxifr. oppositifolia. Blatt einer in feuchter Luft cultivirten Pflanze. Flächenansicht. Vergr. 14.

Fig. 13. Sax. oppositifolia. Längsschnitt durch ein in feuchter Luft erzogenes Blatt. *a* morphol. Oberseite, *b* Epithem. Vergr. 50.

Ganz anolog wie bei Saxifraga oppositifolia verhält sich die Stellung und der Bau der Blätter bei der kleinen Saxifraga Rudolphiana und bei den nicht gegenständige, sondern in Wirteln gestellte Blätter besitzenden Saxifragen: caryophylla und diapensoides. Die Blätter der beiden letzten Pflanzen sind auch dichtgedrängt in der Rosette und stehen aufrecht, wodurch sie in derselben Lage sich befinden, was Licht und Verdunstung anbetrifft, wie die gegenständigen von Saxifraga oppositifolia.

Aber nicht bloss bei Saxifraga wird der obige Bau angetroffen.

Helophyllum Clavigerum, eine aus Neu-Seelands Alpen stammende Stylidee, weist ihn ebenfalls auf.

Diese Pflanze bildet dichte Rosetten mit nahezu aufrecht stehenden nach $^3/_8$ Divergenz gestellten Blättern.

Das Blatt ist hier keulenförmig mit kuppelartig abgerundeter Spitze.

Auf dem Querschnitte erscheint die Oberseite des Blattes etwas gewölbt. Sie ist mit Cuticula bedeckt, welche die grösste Dicke auf der Kuppel aufweist und nach hinten zungenförmig heruntergreift. Die aus zwei unter spitzem Winkel sich treffenden Flächen bestehende Unterseite ist dagegen schwach cuticularisirt und hat dünnwandige Epidermis. Nur auf der Unterseite befinden sich Spaltöffnungen und steigen auch ziemlich hoch auf beiden Seiten des cuticularen Vorsprunges hinauf.

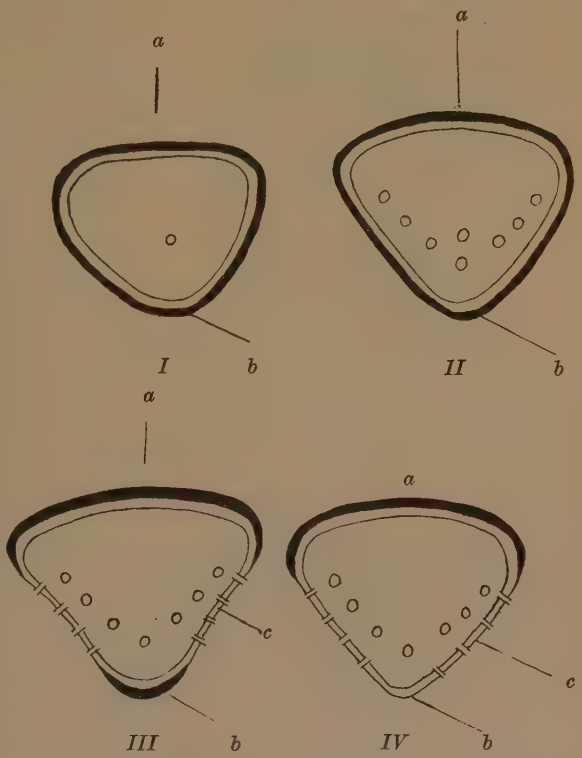

Fig. 14. Helophyllum clavigerum. Schematisch. Vergr. 10. *I* bis *IV* successive Querschnitte durch ein Blatt von oben nach unten. *a* morphol. Oberseite, *b* morphol. Unterseite des Blattes, *c* Spaltöffnungen führende Epidermis der beiden unteren Flächen. Mit starker Cuticula versehene Stellen der Epidermis sind schwarz gehalten.

In der Blattspitze ist das Palisadenparenchym stark entwickelt. Die Richtung seiner Zellen ist ebenso wie bei Sax. oppositifolia der Längsaxe des Blattes parallel. Fig. 15.

Nahe der unteren Blattfläche verlaufen parallele Gefässbündel, von welchen der mittlere bis in die Blattspitze hinaufsteigt, wo er unter der Wasserspalte zu einem athemhöhlenartigen Raume führt.

Wie bei den eben geschilderten Saxifragen tritt auch hier ein Zusammenhang der Richtung der langen Palisadenzellen mit der Orientirung und Stellung des Blattes in der Rosette deutlich hervor.

Es sind die Palisadenzellen so gerichtet, dass sie bei der, infolge gedrängter Stellung der Blätter, nur von oben zugänglichen Beleuchtung auch Eintritt von Lichtstrahlen in das Innere des dicken Blattes

ermöglichen. Durch diese Einrichtung können auch im Innern des Blattes Assimilationsprocesse stattfinden, während die Spaltöffnungen in geschützten Stellen bleiben.

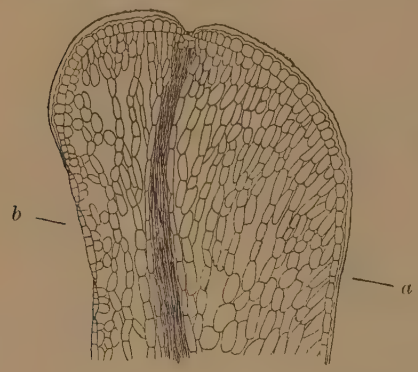

Fig. 15. Helophyllum clavigerum. Längsschnitt durch ein Blatt. *a* morphol. Blattoberseite, *b* Unterseite mit Spaltöffnungen.

Abweichend von der vorigen sind die anatomischen Verhältnisse bei Saxifraga retusa. Die Blätter sind hier auch gegenständig, aber ganz anders als bei Sax. oppositifolia gestaltet, wie aus den beigefügten Figuren zu ersehen ist.

Das Blatt ist eigentlich von vier Flächen begrenzt, von welchen die obere frei dem Lichte zugänglich ist, während die übrigen an andere Blätter sich anlegen.

Rechtwinkelig zu dieser Fläche ist ein mächtig entwickeltes Palisadenparenchym gerichtet, dessen lange Zellen fast lückenlos (Fig. 19) beieinander stehen. Die Epidermis der oberen Fläche ist dickwandig und stärker als die übrigen Flächen cuticularisirt. Spaltöffnungen fehlen hier vollständig, sie befinden sich nur auf den beiden einen Winkel bildenden unteren Flächen in geschützter Lage.

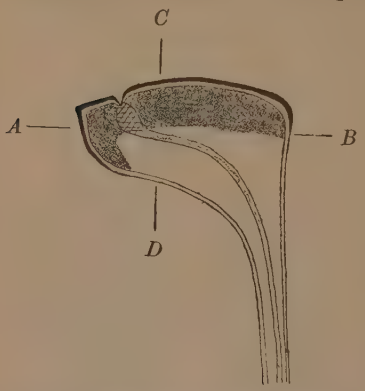

Fig. 16. Saxifraga retusa. Medianer Längschnitt durch ein Blatt. Schematisch vergr. 25. Starke Cuticula ist schwarz, Stellen des Mesophylls, wo das Palisadenparenchym ausgebildet ist, sind grau markirt.

Saxifraga retusa bildet einen Uebergang von den Saxifragen mit aufrecht stehenden Blättern zu einer morphologischen Gruppe von Saxifragen, welche flach in der Rosette ausgebreitete Blätter besitzen.

Es gehören hierher Saxifraga caesia, S. squarrosa, S. Tyrolensis, S. cotyledon, S. longissima u. a. Als Typus dieser Gruppe kann Saxifraga caesia dienen.

Die Pflanze bildet dichte Rosetten mit flach ausgebreiten, etwas zurückgebogenen Blättern, welche ihre Oberseite dem Lichte zukehren, während die Unterseite dicht den älteren, theilweise abgestorbenen Blättern aufliegt.

Die Oberseite des Blattes besitzt eine verdickte Epidermis und und ist stark cuticularisirt. Unter der Epidermis befindet sich ein dichtes, mehrere Reihen bildendes Palisadenparenchym. Unten typisches

Fig. 17. Saxifraga retusa. Querschnitt durch eine Rosette nach der Linie *AB* der Fig. 13. Vergr. 14.

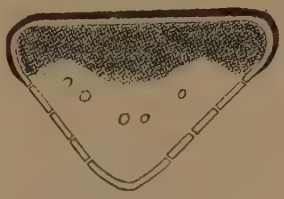

Fig. 18. Sax. retusa. Querschnitt durch ein Blatt nach der Linie *CD* der Fig. 13. Vergr. 28.

Schwammparenchym. Spaltöffnungen sind nur unten; oben Wasserspalten über dem Epithem.

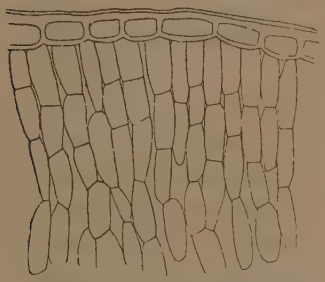

Fig. 19. Sax. retusa. Querschnitt. Vergr. 150.

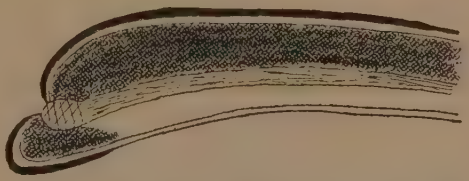

Fig. 20. Sax. caesia. Längschnitt durch ein Blatt. Schem. vergr. 28. Theile des Mesophylls, wo Palisadenparenchym sich befindet, sind grau gehalten.

Hier haben wir also den normalen Bau flach ausgebreiteter Sonnenblätter vor uns.

Saxifraga Burseriana bildet eine von den vorigen Saxifragen abweichende Rosette.

Die Blätter sind schmal, linearlanzettlich; sie stehen aufrecht und sind nach innen etwas zurückgebogen, wodurch die Form der Rosette einem Elipsoid ähnlich wird.

Auf dem Längsschnitte sieht man (Fig. 21) auf der morphologischen Unter- resp. Aussenseite des Blattes eine Reihe langer Palisadenzellen, welche jedoch nicht senkrecht zur Blattfläche orientirt sind, sondern eine stark nach unten geneigte Stellung haben. Auf

der Unterseite fehlen Spaltöffnungen; reichlich sind sie auf der oberen, besser geschützten Blattseite vorhanden, wo auch das Mesophyll viel lockerer gebaut ist. Aehnlich verhält sich der Blattbau bei der kleinen Saxifraga bryoides. Noch stärker

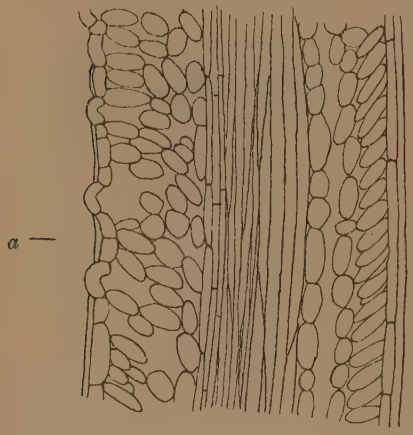

Fig. 21. Sax. Burseriana. Stück eines Längschnittes durch ein Blatt. *a* Morphol. Oberseite. Vergr. 100.

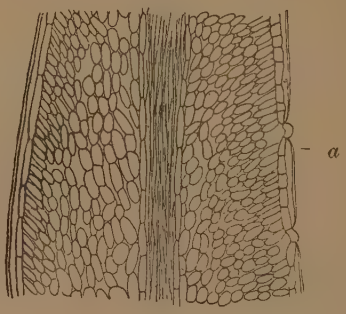

Fig. 22. Sax. pseudosancta. Längschnitt durch ein Blatt. *a* morph. Oberseite. Vergr. 75.

ausgesprochen ist diese eigenthümliche schräge Stellung der Palisadenparenchymzellen bei anderen, sitzende, linearlanzettliche Blätter besitzenden Saxifragen, deren Rosetten, obwohl denen von Sax. Burseriana ähnlich, doch insofern von diesen abweichen, dass sie nahezu eine Halbkugel bilden, worin die Blätter die Richtung der Radien einnehmen, so dass alle Blätter der Rosette in denselben Licht- und Verdunstungsverhältnissen sich befinden und ausserdem beide Blattflächen den genannten Factoren in gleicher Weise zugänglich sind.

Es wären hier zu nennen die Saxifraga juniperoides (Caucasus) und S. pseudosancta (Balkan), wo die schräge Stellung der Palisadenzellen und die Anordnung der anderen Mesophyllzellen in demselben Sinne sehr deutlich zu sehen ist. Fig. 22. Diesem Blattbau werden wir noch bei verschiedenen anderen rosettenbildenden Pflanzen begegnen und ihn dort näher erläutern.

Die bis jetzt besprochenen alpinen Saxifragen nehmen im Gebirge im Allgemeinen trockene Standorte ein, auf Felsen in sonniger Lage. Dem Standorte entspricht auch der entschieden xerophile Bau dieser Pflanzen. Ihre Blätter sind klein und in Rosetten gedrängt. Die exponirten Stellen der Blätter haben starken epidermalen Schutz, die Spaltöffnungen befinden sich in geschützter Lage und zwar sind sie

nicht an eine bestimmte Blattfläche gebunden, sondern verschieden, je nach der Blattform und Blattlage, doch immer in den durch die Stellung der Blätter in der Rosette gebildeten windstillen Räumen gestellt. Das Palisadenparenchym ist stark entwickelt und in die am besten beleuchteten Stellen des Blattes versetzt. Die Richtung seiner Zellen ist von der Richtung der Blätter abhängig, wie in einzelnen Fällen gezeigt wurde.

In weniger exponirter Lage, an geschützten und feuchten Stellen, wachsen andere Saxifragen mit zarteren Blättern. Ihre Rosetten sind lose, die gestielten Blätter ausgebreitet und frei; die Blattspreite ist ziemlich gross und breit, häufig auch geteilt.

Ich rechne hierzu die Saxifragen: moschata, muscoides, furcata decipiens, exarata, ceratophylla, elongata, welche nicht nur in den Alpen, sondern auch in anderen europäischen Gebirgen zu Hause sind. Der Bau ihrer Blätter ist dorsiventral. Auf der Oberseite Palisadenparenchym, welches jedoch nicht mehr stark ausgebildet ist und bei S. moschata z. B. kaum mehr zu unterscheiden ist. Auf der Unterseite typisches Schwammparenchym. Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten verteilt, bei einigen Formen unten überwiegend, doch bei S. moschata fast ausschliesslich auf der Blattoberseite vorhanden. Auf feuchten Stellen der Alpen in niedrigeren Höhen, manchmal aber auch über 2000 m hinaufsteigend, findet man die Saxifraga stellaris. Sie wird nicht selten auch im Wasser wurzelnd angetroffen.

Der Stengel ist saftig und zart und besitzt eine äussserst schwach cuticularisirte Epidermis. Die Internodien sind lang, die Blätter sind langgestielt und haben eine grosse Spreite. Auf der Blattoberseite befindet sich ein 2—3schichtiges Palisadenparenchym; auf der Unterseite ein mit grossen Intercellularräumen aus sternförmigen Zellen bestehendes Schwammparenchym. Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten vertheilt, hauptsächlich aber auf der Oberseite, was wahrscheinlich mit der Lebensweise auf sehr feuchten Stellen und über Wasser zusammenhängt. Der epidermale Schutz der beiden Blattflächen ist sehr schwach.

Einer sehr interessanten Pflanze begegnen wir in der behaarten Saxifraga arachnoidea. Sie ist sehr selten in Südtyrol und wurde von mir im Val Ampola gefunden, wo auch nach Hausmann's Flora von Tyrol ihr einziger Fundort sein soll. Bis jetzt kann sie in botanischen Gärten nicht cultivirt werden, da die natürlichen Verhältnisse, in denen sie lebt, schwer nachzuahmen sind. In Val Ampola wächst sie in ganz speciellen Bedingungen, an trockenen

Kalkwänden, über welche ein Wasserschleier herunterfällt, ohne den Felsen selbst zu benetzen.

Die Pflanze lebt also in feuchter Luft, wurzelt aber in verhältnissmässig trockenem Boden und bekommt nur diffuses Sonnenlicht.

Ihr Name arachnoidea ist insofern gut gewählt, als sie, indem sie Felsenecken ausfüllt, sehr an ein Spinnennetz mit angefangenen Blättern erinnert.

Die umgekehrt eiförmigen, 3—5lappigen Blätter sind lang gestielt und sitzen an einem gewundenen zarten Stengel.

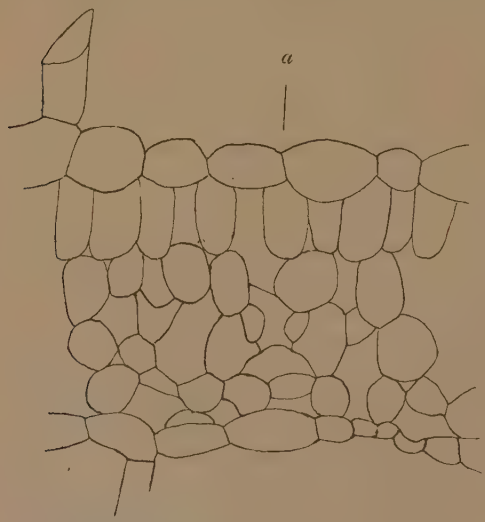

Fig. 23. Saxifraga arachnoidea. Querschnitt durch ein Blatt. *a* Oberseite. Vergr. 150.

Die Spreite ist mit langen Haaren bedeckt, welche sich bei der Untersuchung als an langen, vielzelligen Stielen sitzende mehrzellige Drüsen erweisen, welche eine klebrige Substanz ausscheiden.

Fig. 23 stellt einen Querschnitt des zarten Blattes dar. Auf der Oberseite befindet sich eine Schicht länglicher Zellen, gleich darauf loses Schwammparenchym. Die grosszellige Epidermis beider Flächen ist dünnwandig und besitzt eine kaum zu unterscheidende Cuticula. Die Spaltöffnungen befinden sich auf beiden Seiten und sind auffallend klein.

Die Wasserbewegung in dieser Pflanze muss eine sehr schwache sein, wie schon aus ihrer Lebensweise (feuchte Luft, trockener Boden) hervorgeht und wie die äussert schmalen Gefässe im Blatte und im Stengel zeigen.

Aus der Uebersicht der hier dargestellten Saxifragen kann man ersehen, wie die verschiedenen alpinen Arten der einen Gattung Saxifraga, selbst die auf ungefähr denselben Höhen vorkommenden, was den Bau der Assimilationsorgane und Schutz gegen Transpiration anbetrifft, von einander abweichen.

Die an trockenen, sonnigen Stellen vorkommenden Arten haben kleine, sitzende, in Rosetten dicht gedrängte Blätter, welche an den am meisten exponirten Stellen cuticularen Schutz besitzen und an

geschützten Stellen des Blattes vertheilte Spaltöffnungen haben. Diejenigen Arten, welche an feuchteren Stellen vorkommen, haben grössere, meist gestielte, häufig mit getheilten Spreiten, lose in Rosetten gestellte oder flach ausgebreitete Blätter, welche keinen oder nur sehr geringen Schutz gegen Transpiration aufweisen.

Oft zeigen sie auch Anpassungen an das Leben auf feuchtem Boden, wie die Vertheilung der Spaltöffnungen an der Oberseite der flach ausgebreiteten Blätter bei einigen Arten zeigt.

Blattbau der Rosettenpflanzen.

Bei den rosettenbildenden Saxifragen haben wir gesehen, wie mit einer bestimmten Blattstellung in der Rosette und mit der Blattgestalt auch ein entsprechender Bau des Mesophylls zusammenhing. Aehnliches ist auch bei den rosettenbildenden Angehörigen anderer Familien zu finden.

Die in der alpinen Region so häufige, grosse Polster bildende Silene acaulis breitet ihre dichtgedrängten, gegenständigen Blätter in der Weise aus, dass sie der Oberfläche des Polsters dicht anliegen und ihre Oberseite dem Lichte frei darbieten.

Es wird dieses durch eine Zurückbiegung des Blattes erzielt, wie ein Längsschnitt durch ein Blattpaar zeigt. Fig. 24.

Fig. 24. Schem. Vergr. 14.

Nur die obersten Blätter der Rosette sind grün, während die übrigen allmählich absterben und am Stämmchen sitzen bleibend das Polster zu Stande bringen. Dieses wirkt wasserfesthaltend wie ein Schwamm. Viele aus den Axen auswachsende, adventive Würzelchen durchziehen es, wodurch die Pflanze ausser der tief in die Erde gehenden Hauptwurzel, einen zweiten Weg der Wasseraufnahme besitzt. Der flach ausgebreitete Blattheil ist dorsiventral gebaut. Oben 2—3 Reihen Palisadenzellen, welche senkrecht zur Blattfläche stehen; unten typisches Schwammparenchym. Die Spaltöffnungen sind oben überwiegend.

Cherleria sedoides bildet ebenfalls grosse Polster, welche schon äusserlich von denen der Silene acaulis dadurch zu unterscheiden sind, dass die Blätter schmäler sind, kürzer und nicht zurückgebogen und flach ausgebreitet, sondern in der Rosette unter spitzem Winkel zur Axe stehen.

Anatomisch ist das Blatt demjenigen von S. acaulis ähnlich, aber es sind die Palisadenzellen nicht senkrecht zur Blattfläche gestellt,

sondern etwas schief nach unten zu gerichtet. Fig. 25. Ganz so wie bei Cherleria sedoides verhält sich die Stellung der Blätter und ihr Bau bei den himalayischen polsterbildenden Thylacospermum-Arten.

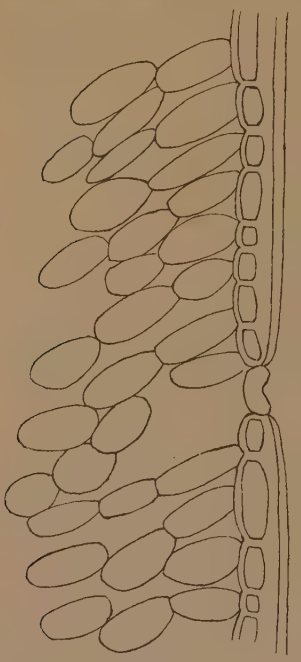

Fig. 25. Cherleria sedoides. Stück der Oberseite des Blattes im Längsschnitte. Vergr. 300.

Auf höchsten Standorten der Alpen findet man in Felsenritzen die behaarte Androsace helvetica, deren Polster häufig die Form des Ritzenraumes einnehmen.

Ihre Zweige sind stark aneinander gepresst, wodurch die nach $^5/_{13}$ Divergenz in Rosetten dicht gedrängten Blätter sich nicht ausbreiten können und eine der Achse nahezu parallele Stellung einnehmen. Der Bau des Blattes ist am besten aus einem Längsschnitte erkennbar. Fig. 26.

Dasselbe zeigt beiderseits langgestreckte Parenchymzellen, welche stark nach unten geneigt sind. In der mit einer sehr starken Cuticula geschützten Blattspitze sind sie noch stärker in der Richtung des Blattes geneigt. Fig. 27. Spaltöffnungen sind an beiden Blattflächen vorhanden und durch die Stellung der Blätter in der Rosette, wodurch windstille Räume entstehen, geschützt. Die Transpiration wird noch durch die Behaarung der Blätter vermindert.

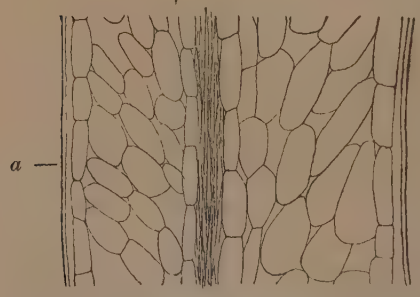

Fig. 26. Androsace helvetica. Längsschnitt durch ein Blatt. *a* morphol. Oberseite. Vergr. 150.

Die schon früher bei Saxifraga pseudosancta geschilderte Rosettenform, wobei die linearlanzettlichen, meistens nach hohen Ordnungen gestellten Blätter, strahlenförmig ausgebreitet sind, kommt bei einer ganzen Anzahl von Rosettenpflanzen vor.

Es wären hier zu nennen von europäisch-alpinen Pflanzen: Aretia vitaliana, Androsace villosa, Andr. Hausmani, Draba aizoon, Dr. Johannis, Dr. tomentosa, ferner die himalayische Androsace sarmentosa; die Neu-Zeelandischen

Forstera tenella, Helophyllum Collensoi; die antarctische Phyllachne uliginosa.

Bei allen diesen Pflanzen ist eine geneigte Stellung des Palisadenparenchyms gefunden worden, meistens auf beiden Blattflächen,

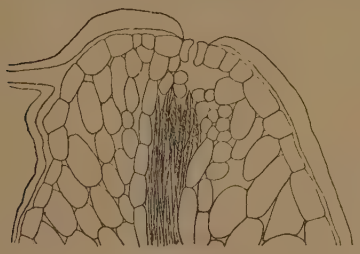

Fig. 27. Androsace helvetica. Längsschnitt durch eine Blattspreite. Vergr. 150.

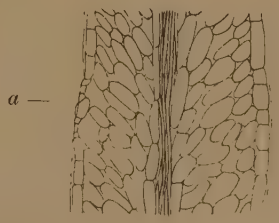

Fig. 28. Phyllachne uliginosa. Längsschnitt durch ein Blatt. *a* morph. Oberseite. Vergr. 50.

während bei Draba aizoon nur oberseits geneigte Palisaden zu sehen sind. Spaltöffnungen sind auf beide Blattflächen vertheilt. Von ihrem Schutze gilt dasselbe, was bei anderen Fällen mehrmals wiederholt wurde.

Da nun die Rosettenpflanze Repräsentanten verschiedener Pflanzenfamilien sind, so ist die Erklärung für die schräge Stellung der

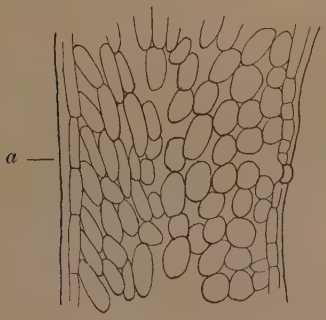

Fig. 29. Draba aizoon. Längsschnitt durch ein Blatt. *a* morph. Oberseite. Vergr. 150.

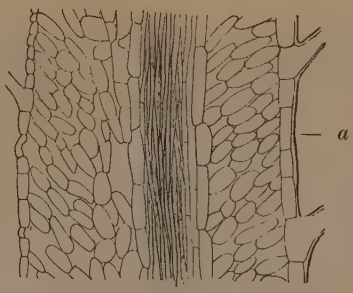

Fig. 30. Androsace sarmentosa. Längsschnitt durch ein Blatt. *a* morph. Oberseite. Vergr. 50.

Palisadenzellen nur in der gemeinsamen Blattorientierung in der Rosette zu suchen.

Die gedrängte Lage der Blätter in der Rosette ist zwar sehr geeignet für das Herabsetzen der Transpiration, da rings um die sich

nahe stehenden Blätter windstille Räume entstehen, aber nicht die günstigste für die Assimilation, und zwar aus dem Grunde, weil nur die Spitze des Blattes der vollen Lichtintensität ausgesetzt ist, während in den zwischen den Blättern gebildeten Räumen sich die Lichtintensität in der Richtung nach unten immer vermindert, ähnlich wie zwischen den Seiten eines unter kleinem Winkel aufgemachten Buches. Die unteren Partieen, welche noch immer Chlorophyll enthalten, liegen schon im Schatten.

Denken wir uns nun so ein Blatt in der Rosette, mit senkrecht zur Blattoberfläche orientirten Palisadenzellen, worin wie gewöhnlich die Chloroplasten an den längeren Zellwänden stehen. Es würde dann ein von oben unter spitzem Winkel auf die Blattfläche fallender Lichtstrahl die Chloroplasten treffen und würde schon in der ersten Zellschicht einen grossen Theil seiner Intensität verlieren. Das Innere des Blattes erhielte dann nur wenig Licht. Anders ist die Sache, wenn die Palisadenzellen nach unten gerichtet sind. Der von oben einfallende Lichtstrahl kann durch den chlorophyllfreien Boden der Zelle in das Innere des Blattes gelangen und desto tiefer eindringen, je regelmässiger die schiefe Anordnung der Mesophyllzellen ist.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so würde hier dasselbe Princip der Blattdurchleuchtung herrschen, wie bei der zur Blattoberfläche senkrechten Anordnung der Palisadenzellen, bei horizontal ausgebreiteten Blättern.

Bei Rosettenpflanzen ist es von Vortheil, wenn das Blatt durchleuchtet werden kann und wenn ausserdem die sonst nicht geschützten Spaltöffnungen in windstillen Räumen bleiben können.

Es herrscht dann eine gewisse Harmonie zwischen Assimilationsfähigkeit und Schutz gegen Transpiration, eine Erscheinung, die so häufig eintritt und in anderen Fällen durch Aenderung der Blattgestalt, durch Einrollung der Blattränder etc., bei Saxifraga oppositifolia und analogen durch Concentriren des Palisadenparenchyms in der Blattspitze erreicht wird.

Die schräge Stellung der Palisadenzellen wurde auch bei Pflanzen constatirt, welche keine eigentliche Rosetten bilden, wo aber die Blätter in Zeilen angeordnet dachziegelartig übereinander greifen, so dass nur die obersten Blattpartien gut beleuchtet sind. So bei Arenaria tetraquetra, Veronica tetrasticha (Neu-Zeeland), Alchemilla nivalis (Anden), auch in den Ausstülpungen der Blätter von Haastia pulvinaris (Fig. 4). Für alle diese Fälle würde die früher vorgeschlagene Erklärung stimmen.

Die Abweichung der Palisadenzellen von der senkrechten Richtung zur Blattoberfläche hat schon Pick[1]) beobachtet bei „insolirten Blättern von Typha latifolia, Senecio erucaefolius, Hydrocharis morsus ranae, Irideen, Rumex hydrolapathum u. a. Pflanzen, deren Blätter eine mehr weniger verticale Stellung zeigen“ — „aber auch Pflanzen mit Blattrosetten“, sagt er weiter, „so Diplotaxis muralis, Leontodon taraxacum und Plantago media, welche normal eine senkrechte Orientirung der Palisadenzellen besitzen, zeigen, in die geeigneten Bedingungen gebracht, eine Aufwärtsorientirung ihrer Palisadenzellen.“ So wurde bei einer Reihe von Exemplaren genannter Pflanzen, die zwischen den Steinfugen einer Mauer gewachsen waren, das Blattmesophyll der nach oben stehenden Blätter untersucht und während die flach der horizontalen Mauer angeschmiegten Blätter normal gebaut waren, zeigten die aufrecht stehenden eine schiefe Stellung der Palisaden. Noch deulicher trat die schiefe Stellung der Palisaden bei aufrecht stehenden assimilirenden Stengelorganen von Jasminium fruticans, Spartium junceum hervor.

Querschnitte eines horizontal gewachsenen Zweiges von Spartium junceum zeigten „eine um so stärkere Aufwärtsstellung der Palisadenzellen, je mehr dieselben seitlich nach unten standen“.

Pick sieht in dieser Richtung der Palisadenzellen den directen Einfluss der einfallenden Lichtstrahlen und fasst seine Ansicht folgendermaassen zusammen.

„Sind die Assimilationsorgane weniger befähigt, zur Richtung des einfallenden Lichtes sich zu orientiren, wie es die meisten gestielten Laubblätter vermögen, so tritt bei ihnen eine Accomodation des Zellgewebes zur Richtung der einfallenden Beleuchtung durch entsprechende Orientirung der einzelnen Zellen auf.“

Diese Ansicht Pick's wird durch die von mir angeführten Fälle nur bestätigt.

Eine schräge Stellung des Palisadenparenchyms hat auch Loebel (Pring. Jhrb. XX p. 38) in den Stengeln von Armeria vulgaris und in den Blüthen von Ornithogalum umbellatum beobachtet.

Schleim als Transpirationsschutzmittel.

Ein ziemlich häufig vorkommendes Schutzmittel gegen Transpiration sind Scheimablagerungen in den Epidermiszellen der Blätter.

---

1) Pick, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralblatt Bd. XI, 1882, p. 444.

Diese von verschiedenen Autoren[1]) bis in die 50er Jahre für doppelte Epidermis gehaltene Erscheinung wurde zuerst von Radlkofer[2]) als Verschleimung der Wände der Epidermiszellen richtig erkannt und auch bei einigen Alpenpflanzen, so bei: Azalea procumbens, Empetrum nigrum, Daphne Cneorum u. a. gefunden.

„Dieser Schleim", sagt Radlkofer,[2]) „verdankt seinen Ursprung einer Metamorphose der Epidermiszellen, ähnlich wie z. B. der Schleim der Leinsamen. Es ist hier die innere, dem Blattparenchym zugekehrte Wandung der Epidermiszellen, welche der Verschleimung unterliegt."

Ueber die Rolle des Schleimes spricht sich R. bei Gelegenheit von Triaspis squarrosa[3]) dahin aus, dass „die stark verdickten und verschleimten Zellwände vielleicht nach besonderen Verhältnissen modificirte Schutzmittel gegen zu rasche Wasserabgabe darstellen".

Jetzt ist im Allgemeinen diese Anschauung angenommen worden, da besonders häufig verschleimte Epidermiszellen bei Pflanzen aus sehr trockenen Standorten zu finden sind. Volkens[4]) gibt viele solche Fälle an, wo entweder sämmtliche oder nur vereinzelte Epidermiszellen verschleimt sind. Er fasst die Schleimzellen ebenfalls als Schutz gegen Transpiration auf, indem „der Schleim die Transpiration reducirt, wie eine Gelatineschicht wirkt, die über eine leicht verdunstende Wasserfläche ausgebreitet ist".

Bei den Alpenpflanzen fand Wagner[5]) Verschleimung der Epidermiszellen, ausser den von Radlkofer genannten, noch bei Linum catharticum, Polygonum viviparum, Helianthemum alpestre. Es wurden ausserdem verschleimte Epidermiszellen bei Salix retusa gefunden (vergl. Fig. 32).

Bei Pflanzen mit eingerollten Blättern sind nur auf der äusseren Blattfläche die Epidermiszellen verschleimt, bei solchen mit ausgebreiteten Blättern auf beiden Blattflächen.

In frühen Entwickelungsstadien der Blätter ist die Verschleimung nicht wahrzunehmen und auch dann nicht, wenn das Mesophyll schon vollständig differencirt ist, wie ich mich bei Azalea procumbens, Daphne Striata, Salix retusa überzeugt habe. Bei den zwei letztge-

---

1) Vergl. Radlkofer, Monographie der Gattung Paulinia p. 92, wo auch die betreffende Litteratur citirt ist.

2) Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, 1875, p. 100.

3) Abhandl. d. Naturw. Vereins in Bremen Bd. VIII, p. 378. Radlkofer, Beitrag zur afrikanischen Flora.

4) Volkens, Flora der Aegypt. Wüste p. 45.

5) Wagner, Blattbau der Alpenpflanzen p. 29.

nannten Pflanzen blieb die Verschleimung auch bei erwachsenen Blättern, wenn dieselben in feuchter Luft gezogen wurden, ganz aus.

In den Blättern vieler alpiner Primeln und Gentianen habe ich ebenfalls Schleim constatiren können, hier aber nicht im Innern der Epidermiszellen. Das Blatt von Primula auricula weist in der Spreiteregion oberseits einige Schichten von dicht stehenden, senkrecht zu der Blattfläche orientirten Palisadenzellen, welche reichlich mit Chlorophyllkörpern versehen sind. Bei aus trockenen, sonnigen Stellen stammenden Gebirgsexemplaren sind diese Zellen zweimal so lang wie breit und bilden 2—4 Schichten; bei solchen aus niedriger gelegenen, feuchten Orten sind die Palisaden noch kürzer und bilden weniger Schichten (zwei oder eine).

Auf der unteren Blattfläche befinden sich unter der Epidermis zwei Schichten von dicht stehenden, rundlichen Zellen, welche in der Spreitengegend nur wenig Chlorophyll enthalten, während sie in der unteren Blattpartie, ebenso wie das an sie angrenzenden Gewebe, ganz farblos sind.

Das Innere des Blattes wird von rundlichen in Ketten gelagerten Zellen eingenommen, welche sehr grosse vieleckige Intercellularräume bilden.

Die Intercellularräume sind im ganzen Blatte mit Schleim ausgekleidet, was in der Figur durch Schattirung angedeutet wurde.

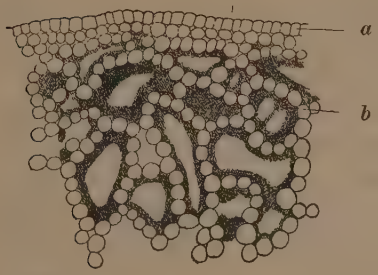

Fig. 31. Primula auricula. Querschnitt durch die Unterseite des Blattes nahe der Blattbasis. *a* Epidermis der Unterseite, *b* mit Schleim erfüllte Intercellularräume. Vergr. 50.

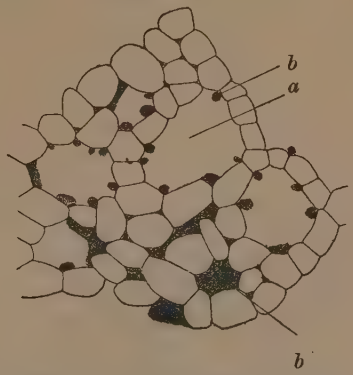

Fig. 32. Primula auricula. Stück des Blattmesophylls. *a* Intercellularräume, *b* Schleimtropfen. Vergr. 200.

Dieser Schleim ist im Frühjahr in den, vom vorigen Jahre zurückgebliebenen Blättern, in so grossen Mengen vorhanden, dass man durch

Brechen und Auspressen des Blattes einen grossen gallertartigen Klumpen bekommen kann.

An jungen aus der Knospe ausgeschnittenen Blättern sieht man im Mesophyll (Fig. 32) an vielen Stellen, besonders an der Grenze zweier anstossenden Zellen, kleine runde aus einer stark lichtbrechenden Substanz bestehende Tröpfchen, welche im Wasser stark aufquellen, in Alkohol wieder schrumpfen und durch Zusatz von Schwefelsäure dünnflüssig werden. Auf alkoholischem Material lassen sich diese Tröpfchen leicht mit Anilinfarbstoffen färben, doch bequemer und besser eignet sich hierzu Benetzen des Schnittes mit einem Eisensalze und Zusatz von Tannin-Lösung [1]). Die an Ort und Stelle gebildete Tinte färbt den Schleim intensiv schwarz. Bei Zusatz von Chlorzinkjod gelingt es manchmal zu sehen, dass die kleinen Tröpfchen von einer äusserst dünnen durch das genannte Reagens sich gelb färbenden Haut zurückgehalten werden. Das Häutchen berstet nach Wasserzusatz und die aufgequollene Schleimmasse verbreitet sich in die Intercellularräume.

Solche Schleimauskleidungen der Intercellularräume wurden noch bei vielen anderen Primeln gefunden. Besonders stark war diese Erscheinung zu sehen, ausser bei Primula auricula, noch bei Primula pubescens, P. rhaetica, P. Clusiana, P. Wulfeniana, P. glutinosa, P. viscosa, P. minima; in kleinerem Maasse bei Primula frondosa, P. farinosa, P. intermedia, während bei Primula officinalis, P. confinis, P. elatior kein Schleim zu finden war [2]).

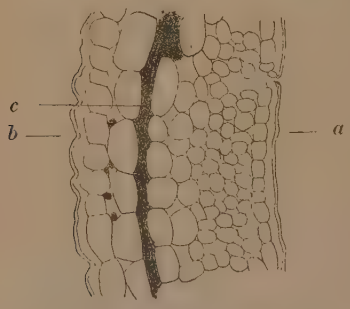

Fig. 33. Primula minima. Querschnitt durch ein Blatt. *a* morph. Oberseite. *b* Unterseite des Blattes. *c* Mit Schleim erfüllte Intercellularräume. Vergr. 50.

Die Blätter von Primula minima haben einen von P. auricula abweichenden Bau. Auf der oberen Blattfläche sind 4—5 Schichten ovaler ziemlich dicht stehender Zellen zu sehen. Auf der Blattunterseite unter der grosszelligen Epidermis befinden sich 3 Reihen grosser flacher Zellen.

1) Ein von Dr. Raciborski gebrauchtes Verfahren nach einer mündlichen Mittheilung desselben.

2) Die Gegenwart von Schleim in den Intercellularräumen der Primeln ist von früheren Forschern nicht beachtet worden, wie ich aus der mir zugänglichen Litteratur schliessen darf. — Kamienski, Anatomja porównawcza pierwiosnkowatych (Primulaceae). Pam. Akad. Umiejetn. w Krakowie T. III 1877. — E. Widmer, Die europäischen Arten der Gattung Primula. München 1891.

In die von diesen Zellen gebildeten Intercellularräume wird Schleim abgesondert; am meisten ist daran zwischen der 2. und 3. Reihe zu sehen. Es sind die am meisten Schleim aufweisenden Primeln sämmtlich Hochgebirgspflanzen, und wachsen auch oft an trockenen exponirten Felsen.

Die hier genannten Pr. auricula, Pr. pubescens etc. haben keinen äusseren deutlichen Schutz gegen Transpiration (abgesehen vom Wachs). Ihre Blätter sind meistens flach ausgebreitet, besitzen keinen starken epidermalen Schutz, mit Ausnahme von Pr. minima, wo die äussere Epidermiswand etwas stärker ist. Die Spaltöffnungen sind, wie bei allen zu der Untergattung Auriculastrum[1]) gehörenden Primeln, welche eingerollte Blätter in der Knospenlage haben, entweder nur, oder doch vorwiegend auf der Blattoberseite. Trotzdem gedeihen sie sehr gut an trockenen Felsen, wo von einer regelmässigen Wasserzufuhr nicht die Rede sein kann. Besonders oft sind an solchen Stellen Pr. auricula und Pr. pubescens anzutreffen.

Es lag daher die Vermuthung nahe, dass der Schleimbesitz bei diesen Primeln einen Schutz gegen Austrocknung bilde.

Um darüber ein Urteil zu gewinnen, habe ich folgenden Versuch gemacht.

Ein Exemplar von Pr. auricula wurde im Frühjahr oberhalb der Wurzel abgeschnitten, die Schnittfläche mit Vaselin bestrichen und die Pflanze in trockene Zimmerluft gelegt. Die Blüthe war noch im Knospenstadium gänzlich von Blättern umhüllt. Das Gewicht der Pflanze betrug (ohne Vaselin) 7,43 g. Nach sechstägigem Liegen in trockener Luft waren die äussersten Blätter schon trocken, die inneren aber vollständig turgescent. Die Blüthe wuchs einstweilen um 15 cm aus den Hüllblättern heran und erlitt, da die Pflanze horizontal gelegt war, eine negativ geotropische Krümmung um etwa 50°. Nach Entfernung des Vaselins wog die Pflanze 3,97 g, erlitt also während dieser 6 Tage einen Gewichtsverlust von 3,46 g, was 46 % des ursprünglichen Gewichtes entspricht. Dann wurde der Stengel nochmals abgeschnitten, um eine frische Schnittfläche zu bekommen, und die Pflanze, welche jetzt 3,89 g wog, in Wasser mit der Schnittfläche gestellt. Hierauf wurden die früher welken Blätter wieder turgescent und nach zwei Tagen, nach sorgfältigem Entfernen des hängen gebliebenen

1) E. Wichner, Die europäischen Arten der Gattung Primula. München 1891.

Wassers, betrug die Gewichtszunahme 0,75 g, d. h. 19 % des Gewichts der Pflanze in welkem Zustande, eine hohe Zahl, wenn man den Verlauf des Versuches im Auge behält und die fortdauernde Transpiration in trockener Zimmerluft berücksichtigt. — Dasselbe Experiment wurde wiederholt und immer annähernd dieselben Resultate gefunden.

Dieser Versuch zeigt, dass die Blätter von Pr. auricula nur sehr langsam Wasser abgeben, dass sie befähigt sind, auch lange andauernde Trockenheit auszuhalten und dann wieder bei Wasserzufuhr turgescent zu werden.

Ebensogut wie man in der Verschleimung der Epidermiszellen einen Schutz gegen Transpiration erblickt, kann man dem Schleime in den Intercellularräumen dieselbe Bedeutung zuschreiben. Nur hier hätten wir es mit einer Art Wasserreservoir in den Blättern zu thun, welches nur allmählich Wasser an die transpirirende Oberfläche abgibt und der Pflanze erlaubt, sich einige Zeit lang bei ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnissen lebend zu erhalten.

Bei anderen Primulaceen: Androsace-, Aretia- und Soldanella-Arten, wurde kein Schleim gefunden.

Ein demjenigen der Primeln biologisch ähnliches Verhalten zeigen die Blätter der ziemlich hoch hinaufsteigenden Gentiana acaulis und der hochalpinen Gentiana imbricata.

Die unten verwachsenen, gegenständigen Blätter von Gentiana besitzen an der Blattbasis von beiden Seiten des Hauptnerven kissenartige Anschwellungen, welche aus chlorophyllfreien, runden, dickwandigen Zellen bestehen. In der Zellwand ist eine für Wasser stark quellungsfähige Schicht vorhanden und auch hier wurde, freilich nicht so reichlich wie bei manchen Primeln, Schleimabsonderung in die Intercellularräume constatirt. Bei Gentiana imbricata wurde auch die Quellungsfähigkeit der Wandungen der Mesophyllzellen nachgewiesen, ebenso wie der Epidermiszellen.

Nach Zusatz von Wasser zu einem Schnitte aus alkoholigem Material wurde eine Verdickung aller Zellwände bis zu 50 % der ursprünglichen Wanddicke erreicht.

Primula auricula kommt ausser an trockenen Felsen auch auf Mooren vor. So auf dem Erdinger Moor (Christ, Pflanzenleben der Schweiz p. 173), auf dem Dachauer Moor bei München zusammen mit Primula farinosa. Auch gedeiht sie sehr gut in Gärten, aber die Blätter der in Niederungen und an feuchten Orten wachsenden Exemplare sind grösser und dünner als die derjenigen Arten, welche an sonnigen, trockenen Stellen wachsen. Während die Blätter der

letzteren auf der Oberseite 3 Reihen deutlicher Palisadenzellen besitzen, sind diese bei den Sumpfprimeln kürzer und in 1—2 Reihen angeordnet. Die Intercellularräume sind kleiner, auch ist die Cuticula sehr dünn.

Aber Schleim lässt sich in den Intercellularen ebensogut nachweisen, und selbst bei Exemplaren, welche in feuchter Luft längere Zeit cultivirt wurden, ist er auch zu sehen.

Es gehören also Primula auricula und Primula farinosa zu der Zahl derjenigen Pflanzen, welche Schutzmittel gegen Austrocknung besitzen und auf Sümpfen vorkommen, wie viele Carices, Ledum palustre, Empetrum nigrum, E. rubrum u. v. a., obwohl sie im hohen Norden oder im Gebirge ganz trockene Stellen einnehmen.

Goebel,[1]) welcher die dicht stehenden Culcitium- und Espeletia-Arten nicht selten im Sumpfe stehen fand, obwohl sie für gewöhnlich ganz trockene Standorte einnehmen, erklärt dieses dadurch, dass nur Wasser von einer gewissen Temperatur von den Wurzeln mit Leichtigkeit aufgenommen wird und dass im kalten Wasser wurzelnde Pflanzen ebenso an Wassermangel leiden können, wie solche in salzhaltigem Wasser oder an trockenen Stellen, wesshalb auch Pflanzen mit Transpirationsschutzvorrichtungen eher dort gedeihen können als solche ohne dieselben.

Es sind zwar die Verhältnisse des Dachauer Moors nicht mit denjenigen der Paramo-Sümpfe identisch, doch ist bekanntlich die Temperatur des sumpfigen Bodens (des kalten Bodens der Volkssprache) eine viel niedrigere als die des durchlässigen, da einmal fortgesetzte Wasserverdunstung eine Abkühlung herbeiführt und ausserdem der Zutritt von warmer Luft verhindert wird. Ausserdem ist das Wasser des Dachauer Moors aus tieferen Schichten kommendes Grundwasser. Somit ist es nicht unwahrscheinlich, dass die mit Schutzeinrichtungen gegen Transpiration versehenen Gebirgsprimeln eben wegen dieser Einrichtungen auf dem Moor siegreicher den Kampf ums Dasein aufnehmen können, als auf mehr trockenen Stellen.

Neuerdings hat Stenström[2]) für solche Fälle eine andere Erklärung vorgeschlagen, die ich hier in aller Kürze anführe.

Er nimmt an, dass eine „xerophil ausgebildete und fixirte Pflanze" an ein gewisses Klima angepasst ist, speciell an ein gewisses Verhältniss

---

1) Biol. Schilderungen T. II p. 11, 12, 47.

2) E. Stenström, Ueber das Vorkommen derselben Arten etc. Flora 1895 pag. 165.

zwischen Luft- und Bodenfeuchtigkeit, welches seine Transpirationskraft bestimmt.

$$\frac{\text{Luftfeuchtigkeit}}{\text{Bodenfeuchtigkeit}} \quad \frac{L}{B} = T \text{ Transpiration.}$$

Aendert sich die Transpiration, so kann die Pflanze nicht mehr gut gedeihen, da sie fixirt, nicht veränderungsfähig ist. Aendern sich aber die Faktoren L und B im gleichen Sinne,

$$\text{z. B. } \frac{^1/_4\ L}{^1/_4\ B} = \frac{4\ L}{4\ B} = \frac{m\ L}{m\ B} = T$$

(wobei m eine gewisse Grenze nicht überschreiten darf), so wird die Transpiration nicht geändert und so kann die xerophil ausgebildete Pflanze auch auf nassem Boden und in feuchter Luft gedeihen.

Auf die Frage über die Richtigkeit dieser Erklärung kann ich hier nicht näher eingehen.

Alpine Weiden.

Zu den am höchsten hinaufsteigenden Holzgewächsen gehören die alpinen Salices, es zeigen aber die in hohen Regionen wachsenden Exemplare von Salix retusa, S. reticulata, S. herbacea etc. dem äusseren Habitus nach nicht mehr viel davon, was wir an einer Weide unserer Höhen zu sehen gewohnt sind.

Das Stämmchen wächst nicht aufrecht, sondern schmiegt sich der Erde an und befestigt sich daran, indem aus der, der Erde zugekehrten, beschatteten Seite der Achse [1]) adventive Wurzeln auswachsen.

Die beblätterten Aeste bleiben kurz; der ganze Strauch wird noch umsomehr einem Polster ähnlich, als er von Gräsern, Carices, Saxifragen etc. durchwachsen wird.

Die, in botanischen Gärten in, von alpinen, stark abweichenden klimatischen Verhältnissen, cultivirten hochalpinen Weiden, ändern ihren Habitus. Am schönsten war es zu sehen bei einem Exemplare von Salix retusa aus dem Hamburger botanischen Garten, wo die einjährigen Aeste im Vergleich zu den der alpinen Exemplare sehr lang und viel mehr ausgebreitet waren; aber schon in München, wo der äussere

---

1) H. Vöchting (Einfluss des Lichtes auf die Anlage und Ausbildung der Wurzeln. Ref. Just. Jhrbr. 1878 I p. 194) hat für Salix viminalis und S. nigricans experimentell den hemmenden Einfluss des Lichtes auf die Wurzelbildung nachgewiesen. Bei beschatteten Exemplaren entwickelten sich aus der Axe die Wurzeln allseitig; bei einseitig beleuchteten nur auf der Schattenseite.

Habitus nicht stark verändert wird, sieht man an den Blättern grosse Unterschiede.

Sie werden viel grösser und zarter, besonders bei Salix retusa, S. herbacea, dagegen werden die Blätter von S. reticulata nur wenig geändert.

Auch anatomisch sind Unterschiede zu beobachten.

Ein Querschnitt, Fig. 34, durch ein Blatt von Salix retusa (Schlern 2500 m) zeigt eine sehr dichte Structur des Mesophylls. Auf der Oberseite 2—3 Reihen dicht stehender Palisadenzellen, welche in ein ebenfalls dichtes Schwammparenchym übergehen. Auf der ganzen unteren Blattfläche ist unter der Epidermis ein einschichtiges Hypoderm vorhanden, welches nur unter den Spaltöffnungen fehlt. Die Wände

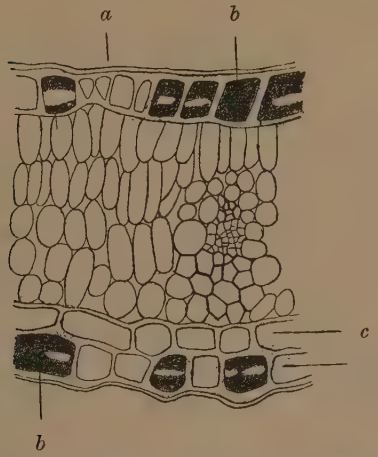

Fig. 34. Salix retusa. Querschnitt durch ein Blatt aus den Alpen stammend. *a* morph. Blattoberseite, *b* verschleimte Epidermiszellen, *c* Hypoderm. Vergr. 250.

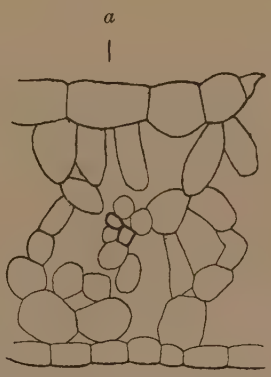

Fig. 35. Salix retusa. Querschnitt durch ein in feuchter Luft erzogenes Blatt. *a* Blattoberseite. Vergr. 250.

vieler Epidermiszellen der unteren und oberen Blattfläche sind verschleimt. Spaltöffnungen befinden sich auf beiden Blattseiten. Cuticula ist nicht sehr stark entwickelt.

Ein Blatt derselben Species aus dem Münchener botan. Garten besitzt bei derselben Dicke die fünffache Grösse. Auf der Oberseite sind zwei Reihen dichter Palisadenzellen vorhanden, doch das Schwammgewebe ist viel lockerer, das Hypoderm ist nur unter den Gefässbündeln entwickelt, und nur ganz vereinzelte Epidermiszellen haben verschleimte Wände.

Noch auffallender änderte sich der Blattbau bei einem Exemplar von S. retusa, welches im Herbste aus dem Gebirge gebracht in feuchter Luft unter Glasglocke cultivirt wurde. Das Palisadenparenchym bildete hier eine Reihe sehr locker stehender Zellen, Hypoderma und Verschleimung der Zellen blieben ganz aus. Fig. 35.

Aehnliche Aenderungen im Blattbau, je nach dem Standorte, zeigen auch andere Salices: S. serpyllifolia, S. herbacea, am wenigsten S. reticulata. Dieses Blatt, dessen Oberseite spaltöffnungsfrei ist, hat in jungen Stadien eine behaarte Oberfläche. Palisadenparenchym in zwei bis drei dichten Reihen oberseits; unterseits loses Schwammgewebe. Die Oberseite ist ziemlich dick cuticularisirt.

Im Allgemeinen sind bei den alpinen Weiden, abgesehen von der Verschleimung der Epidermiszellen bei S. retusa, der dickeren Cuticula bei S. reticulata, keine starken Schutzeinrichtungen gegen Transpiration vorhanden. Ihre Blätter sind flach ausgebreitet, die Spaltöffnungen nicht besonders geschützt. Auch ziehen diese Pflanzen im Hochgebirge feuchtere Standorte vor und wenn manchmal Salix retusa-Decken auf lose liegenden Felsenstücken zu finden sind, so ist doch diese Pflanze nicht auf dem Steine gewachsen, sondern ist darauf mit den Aesten hinaufgekrochen und ist neben dem Steine bewurzelt. Auf dem Felsen hat sich unter der Weide eine dicke Erdschicht gebildet, wo Wasser zurückgehalten wird; viele Wurzeln durchziehen die neugebildete Humusschicht, weshalb die Pflanze der Hauptwurzel entbehren kann, welche auch oft getrocknet und abgebrochen ist.

Was die Zusammensetzung des Holzes der Weiden anbetrifft, so besteht dieses aus den drei Elementen: Gefässen, Holzfasern mit einfachen Tüpfeln und Parenchymzellen als Markstrahlen und Holzparenchym ausgebildet.

Die Holzfasern sind bei den alpinen Weiden procentisch schwach repräsentirt. Sie bestehen aus langen, mit einfachen Tüpfeln versehenen, an beiden Enden zugespitzten Zellen, mit dicken Wänden und sehr kleinen Lumina. Die Wände sind mangelhaft verholzt. Mit Phloroglucin färbt sich nur die äusserste dünne Schicht intensiv roth, während die übrige Zellwand nur schwach rosa und, je weiter nach innen zu, desto schwächer sich färbt. Die innerste Schicht färbt sich mit Chlorzink-Jod tiefblau. Auf hinreichend dünnen Schnitten sieht man, wie die blaue Färbung nach Aussen hin immer abnimmt.

Die Zellwand besteht also nicht aus homogenem Material, sondern die Cellulose ist von innen nach aussen immer stärker mit holzbildenden Stoffen incrustirt bis zur äussersten dünnen Schicht, welche vollständig verholzt ist.

Die Gefässe machen einen grossen Theil des Weidenholzes aus; sie sind vollständig verholzt und mit Wandverdickungen versehen.

Der jährliche Holzzuwachs[1]) der alpinen Weiden ist auffallend klein, während er bei den in den Gärten cultivirten Exemplaren etwas grösser ist. Es war nun interessant, zu erfahren, in welcher Weise sich die Grösse des Holzzuwachses und die anatomische Zusammensetzung des Holzes bei verschiedenen Alpenweiden verhält und ob überhaupt für eine und dieselbe Species Veränderungen in dieser Hinsicht je nach dem Standorte vorhanden sind. Zu dem Zwecke wurden verschiedene Salix-Species untersucht und zwar nur aus ganz gut bekannten Standorten stammende Exemplare.[2])

Die Untersuchung wurde in folgender Weise ausgeführt.

Zuerst wurden auf einem Querschnitte die Jahresringegrenzen abgezeichnet und die Dicke der Zuwachszonen abgemessen, woraus die mittlere Dicke der jährlichen Zuwachszone ausgerechnet wurde. Dann wurden auf demselben, event. gleich folgenden Querschnitte die möglichst gleichmässigsten Stellen ausgesucht und bei starker Vergrösserung abgezeichnet. Auf den Zeichnungen wurden die Gefässlumina mittelst Millimeterpausepapier ausgemessen und in Procenten der als Einheit genommenen Fläche ausgerechnet. Diese Art der Berechnung birgt keine besonderen Fehlerquellen.

Das Holzparenchym konnte nicht in Rechnung gezogen werden, da es in Perioden, wo es keine Stärke führt, von den mangelhaft verholzten Holzfasern auf Querschnitten gar nicht deutlich zu unterscheiden war. Die Zahlen würden viel zu unsicher ausfallen und mussten weggelassen werden. Nur das Parenchym der Markstrahlen wurde ausgerechnet, während das Holzparenchym mit den Holzfasern zusammen in eine Rubrik gestellt wurden.

In drei Fällen konnte auch die Dicke des Zuwachses nicht festgestellt werden, da man die Jahresringe gar nicht unterscheiden konnte.

---

1) Schlagintweit, Geographie der Alpen. Auf p. 582 sind Zahlen für die Dicke der Jahresringe bei alpinen Weiden angeführt.

2) welche ich zum Theil selbst gesammelt habe, grösstentheils aber der Liebenswürdigkeit der Herrn Prof. Dr. Schröter (Zürich), Prof. Dr. Zacharias (Hamburg), Dr. Raciborski (München), Dr. Jaccard (Aigle) zu verdanken habe.

Das ist bei zwei Exemplaren von Salix serpyllifolia und bei einem von Salix herbacea der Fall.

Die folgende Tabelle enthält die Resultate der Untersuchung.

Tabelle VI.

	Höhe in m	Standort	Alter	Mittlere Dicke der Jahresringe in mm	Procent. Zahl der Gefässe im Holze	Procent. Zahl der Markstr.	Holzfasern u. Holzparenchym
Salix hastata	500	München bot. Gart.	3	1,00	17	9	74
	1800	Seiseralp	3	0,37	25	8	67
	1800	Vallis	5	0,15	29	8	63
Salix Myrsynites	0	Hamburg bot. Gart.	4	0,55	9	10	81
		Norwegen	5	0,25	12	8	80
	2000	Vallis	4	0,31	18	7	75
	500	München bot. Gart.	6	0,43	24	11	64
	2000	Oberbach. Kalk	7	0,17	26	12	62
	2100	Vallis	4	0,26	29	7	64
Salix reticulata	500	München bot. Gart.	5	0,54	10	10	80
	2100	Chamossaires (Vallis)	7	0,13	13	7	80
	2300	Albula	42	0,12	23	8	69
Salix retusa	500	München bot. Gart.	2	0,83	20	13	67
	500	„	6	0,30	20	13	67
	0	Hamburg	4	0,30	24	8	68
	2400	Dachsspitze	11	0,20	28	14	58
	2400	Albula	33	0,14	29	8	63
	2100	Chamossaires	5	0,18	33	11	56
	2400	Sano albo	34	0,13	35	12	53
	2000	Pilatus	55	0,15	38	13	49
Salix serpyllifolia	0	Hamburg	2	0,31	18	10	72
	2700	Vallis	? (alt)	?	39	10	51
	2440	Bernina Hospiz	59	0,03	42	12	46
	2400	Sano albo	? (alt)	?	42	12	46
	2500	Vallis	8	0,06	43	7	50
Salix herbacea	500	München	2	0,42	29	13	58
	2200	Vallis	? (jung)	?	30	10	60
	2440	Bernina Hospiz	13	0,11	39	9	52

Aus den gewonnenen Zahlen können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Der jährliche Holzzuwachs der Alpenweiden ist im Gebirge viel kleiner als in der Niederung und nimmt mit steigender Höhe des Standortes stetig ab.

   Es gilt dieses für alle untersuchten Salices ohne Ausnahme.

2. Das Verhältniss der Gesammtzahl der Gefässe zu derjenigen der übrigen Holzelemente wird bei einer und derselben alpinen Salix-Species im Allgemeinen desto grösser, je höher der Standort dieser Salix gelegen ist.

Der erste Punkt ist ohne Weiteres verständlich.

Die Assimilation der Weide ist geringer im Hochgebirge; als Gründe dafür können einerseits die Kleinheit der Blätter, andererseits die kurze Vegetationsperiode angeführt werden.

Was den zweiten Punkt anbelangt, so wissen wir zwar nicht viel über die Kräfte, welche die Wasserbewegung in der Pflanze herbeiführen, aber als Bahnen des Wasserstromes sind fast allgemein die Tracheiden und Gefässe angenommen. Diese sind bei Wasserpflanzen, wo die Transpiration fehlt, stark reducirt. Auch Pflanzen, welche starke Schutzmittel gegen Transpiration besitzen, zeigen eine Reduction des Gefässtheiles der Bündel. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass umgekehrt in Fällen, wo eine Vergrösserung der Gefässzahl eintritt, diese einem stärkeren Wasserstrome in der Pflanze entspricht. Für die Alpenweiden würde diese Auffassung insofern eintreffen, als sie meistens an feuchten Stellen wachsen und keine stark ausgesprochenen Schutzmittel gegen Transpiration besitzen. Die erhöhte Evaporationskraft der Alpenluft (von welcher in der Einleitung die Rede war) begünstigt also bei diesen Weiden eine stärkere Transpiration, die wiederum einen stärkeren Wasserstrom in der Pflanze zur Folge hat. Dieser könnte als Reiz zur Anlage einer grösseren Zahl von Gefässen auf Kosten der übrigen Holzelemente dienen.

Die von R. Hartig[1]) beschriebenen Fällen, wo bei Freistellung der Buchen, also bei Vergrösserung ihrer Transpiration und grösserer Lichtzufuhr, die Gefässe im Jahresringe von 116 auf 268 Mille gestiegen sind, aber gleichzeitig der Gesammtzuwachs des Holzes sich im Verhältnisse von 15,46 l zu 39,54 l vermehrte, wodurch die procentische Zahl der Gefässe im Holze vermindert wurde, haben ihre Erklärung darin, dass bei Freistellung der Bäume zwar die Transpiration vergrössert, aber auch die Bedingungen für bessere Ernährung (mehr Licht, Vergrösserung der Laubkrone, reichlicher Zutritt von mineralischen Stoffen) noch viel mehr begünstigt wurden.

---

1) R. Hartig und Weber, Das Holz der Rothbuche p. 78.

In den Alpen gehen die Bedingungen für grössere Transpiration gleichen Schrittes mit solchen für schwächere Assimilation, wodurch die Holzbildung nach der in der Tafel dargestellten Art erfolgt.

Schlussfolgerungen.

In der vorliegenden Untersuchung sind nur wenige, hauptsächlich aber hochalpine und dazu mit Ausnahme der Weiden und wenigen anderen, meistens Felsenpflanzen berücksichtigt worden, wesshalb die gewonnenen Resultate nicht über die gesammte Alpenvegetation verbreitet werden können, sondern allein auf die untersuchten Pflanzengruppen beschränkt sein müssen.

Es ist auch im Allgemeinen unmöglich von einem einheitlichen Charakter der Alpenpflanzen, ebensowenig von einem gemeinsamen alpinen Blatttypus und anatomischen Blattbau zu reden, wie schon aus einer Uebersicht der alpinen Saxifragen, wo bei den einzelnen Arten so verschiedene Ausbildung der Blätter gefunden wurde, zu ersehen ist.

Es gibt vielmehr in den Alpen an trockene Standorte angepasste Pflanzen und feuchte Stellen einnehmende Pflanzen, welche auf demselben Berge, selbst auf demselben Niveau vorkommen [1]).

Um ein bestimmtes Beispiel zu geben, will ich hier an das Schlernplateau erinnern, wo der Boden an vielen Stellen nass und sumpfig ist. Gleich nebenan erheben sich trockene Kalkfelsen, wo Saxifragen, Potentilla nitida, Leontopodium alpinum u. a. xerophil ausgebildete Pflanzen wachsen, während auf dem nassen Boden Ranunkeln, Anemonen, Soldanellen, Crocus vernus, Gagea Liotardi, Juncus-Arten, Carices etc. vorherrschen.

Die Verdunstungsverhältnisse an benachbarten Stellen sind sehr ähnlich, aber der Wassergehalt des Bodens ist sehr verschieden und dieser ist hier für die Zusammensetzung der Vegetation entscheidend.

Unter den Felsenpflanzen wurden viele mit ausgesprochenen Schutzeinrichtungen gegen Transpiration gefunden, so: Saxifragen, Primeln, Gentianen, viele Rosettenpflanzen. Die Zahl der Pflanzen mit xerophiler Blattausbildung wird sich noch vergrössern, wenn wir die behaarten Pflanzen und diejenigen mit eingerollten Blättern addiren.

---

1) Den verschiedenen Charakter der Alpenvegetation schildert Christ, Pflanzenleben der Schweiz p. 315—323.

Wenn daher frühere Forscher, Leist und Wagner, bei den Alpenpflanzen keine stark ausgesprochenen Schutzeinrichtungen gegen Transpiration gefunden haben, so beruht diese, meiner Ansicht nach, zu weit gehende Verallgemeinerung darauf, dass sie nur äusserst wenige Felsenpflanzen untersuchten und hauptsächlich bestrebt waren, allgemeine Gesichtspunkte für die Beurtheilung der alpinen Vegetation, ohne Unterschied auf den Standort, herauszufinden.

Die Resultate dieser beiden Forscher hat neuerdings Stenström,[1]) ohne neues factisches Material zu bringen, nur auf Grund kritischer Prüfung der bis jetzt veröffentlichten Untersuchungen bestritten. Ich bemerke hier, dass meine Resultate die theoretischen Ansichten Stenström's grösstentheils bestätigen.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich folgendermassen kurz zusammenfassen:

1. Die hochalpinen Saxifragen sind als Xerophyten anzusehen.

   Der Schutz gegen Transpiration findet bei ihnen seinen Ausdruck in der Blattgestalt, Orientirung und Zusammendrängen der Blätter in der Rosette, sowie in der stärkeren Ausbildung der Epidermis sammt Cuticula an den am meisten exponirten Stellen des Blattes und in der Bergung der Spaltöffnungen in, im Innern der Rosette befindliche, windstille Räume.

2. Bei den rosettenbildenden alpinen Pflanzen ist die Lage und Richtung der Palisadenparenchymzellen des Blattmesophylls von der Form und Orientirung des Blattes in der Rosette abhängig.

   Es scheint hier folgendes Princip zu herrschen: die Palisadenzellen sind so gerichtet, dass eine möglichst vollständige Durchleuchtung des Blattes ermöglicht wird, ohne dass die Stellung desselben in der Rosette geändert wäre.

3. Bei den hochalpinen Primeln, wo keine starken epidermalen Schutzmittel vorhanden sind, wird die Austrocknungsgefahr durch Schleimabsonderungen in die Intercellularräume vermindert.

   Der Schleim spielt hier die Rolle eines Wasserbehälters. Aehnliches gilt für die Gentianen: G. acaulis und G. imbricata.

4. Der Holzzuwachs der alpinen Weiden nimmt mit der Höhe des Standortes stetig ab. Die procentische Zahl der Gefässe im Holze nimmt mit der Höhe des Standortes zu, was für einen stärkeren Wasserstrom in der Pflanze an höheren als an niedrigen Standorten spricht.

---

1) Stenström, Ueber das Vorkommen derselben Arten etc. Flora 1895.

5. Die bei den Alpenpflanzen vorhandenen Einrichtungen zur Verminderung der Transpiration finden ihre Erklärung in dem, für das hochalpine Klima charakterischen, raschen Wechsel der relativen Feuchtigkeit, deren Maxima zuweilen sehr niedrig herabsteigen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Goebel, unter dessen Leitung ich im Laboratorium des hiesigen pflanzenphysiologischen Institutes die vorliegende Arbeit ausgeführt habe, spreche ich hier für die vielseitige Anregung und Unterstützung mit Material und Litteratur meinen verbindlichsten Dank aus.

Ich benütze auch die Gelegenheit, um Herrn Dr. Raciborski, Assistent am hiesigen Institute, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die rege Theilnahme, mit welcher er mir bei meinen botanischen Studien entgegengekommen ist.

München, 4. März 1896.